







FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

NEUNUNDNEUNZIGSTER BAND.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

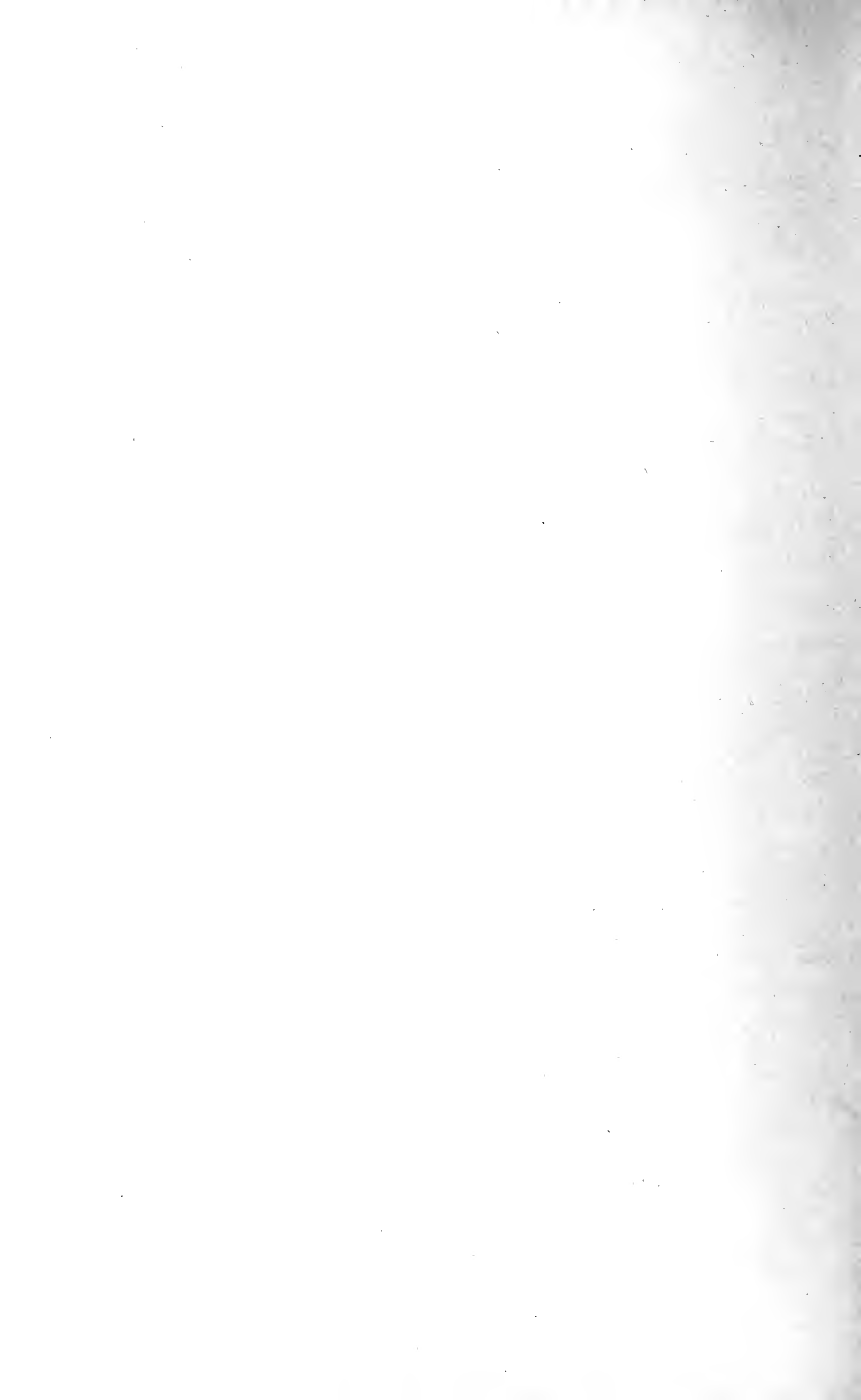
MIT 5 TAFELN UND 183 TEXTFIGUREN.



VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1909.

Inhaltsverzeichnis.

Heft I. pag. 1—80 erschien am 14. Juni 1908
„ II, „ 81—192 „ „ 8. September 1908
„ III, „ 193—300 „ „ 11. Januar 1909
„ IV, „ 301—472 „ „ 19. April 1909.



Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg.

Von G. Karsten.

(Mit Tafel I.)

Im Herbste des vergangenen Jahres hatte sich in Kulturbehältern, die während des Sommers mit frisch eingeholten Schlammproben von der Siegmündung angesetzt waren, eine schön grüne, großzellige Spirogyra eingestellt. Ihre im Wasser aufsteigenden Fadenbündel gingen bereits im Oktober in den unteren dem Boden aufliegenden Teilen in Zygotenbildung über. Die Art ist charakterisiert durch relativ große Zellen von ca. 80 μ Breite und der drei- bis vierfachen Länge. Ihre Querwände sind einfach. Vier Chlorophyllbinden umlaufen in größeren Zwischenräumen von einander die Zelle 1—$1^1/_2$ Mal. Die Zygoten sind von elliptischer Form und etwa doppelt so lang wie breit. So konnte die Alge eindeutig als Spirogyra jugalis Kg. bestimmt werden.

In den sich zur Kopulation anschickenden Fäden waren die Zellen durchschnittlich etwas kürzer als angegeben. Entweder fand die Kopulation Zelle für Zelle statt, so daß schließlich neben dem weiblichen Faden mit je einer Zygote in den Zellen, der völlig entleerte männliche Faden lag; die beiden Zellreihen sind dann aus Zellen annähernd gleicher Größe gebildet. Man findet aber auch häufig, daß bei der Kopulation im männlichen Faden Zellen übrig bleiben, während der weibliche Faden wiederum in all seinen Zellen Sporen besitzt; die männlichen Zellen sind also kürzer und daher ihre Zahl auf die gleiche Fadenlänge größer als im anderen Geschlecht. Der umgekehrte Fall, daß die weiblichen Zellen die kürzeren bleiben, ward nicht beobachtet; trotzdem gelangt aber nicht jede Zelle eines solchen in Kopulation eintretenden Fadens notwendiger Weise unter allen Umständen zur Zygotenbildung; es finden sich bei Durchsicht reichlichen Materials stets Fälle mit einer oder mehreren vegetativ bleibenden Zellen zwischen kopulierenden; möglich daß sie erst später sich zur Kopulation anschicken werden.

Die Farbe der Sporen ist vorerst eine rein grüne, die Membran sehr zart, häufig schon unter dem Druck des Deckgläschens aufplatzend. Der Inhalt zeigt die bekannte regellose Häufung von Stärkeherden, Öltropfen und Chlorophyllbinden. Nach etwa 8—20 Tagen jedoch ändert sich das Aussehen. Es ist eine dickere, bräunliche kutinisierte Membran gebildet, die Chlorophyllbinden lassen sich in normaler Anordnung und Form an der Oberfläche wiederum wahrnehmen und etwa in den beiden Brennpunkten der Ellipse — vielleicht ein wenig mehr gegen die Zell-

mitte hin verschoben — sind je ein gelblich- oder braunrötlicher Fleck zu erkennen, die sich später bis an die Zellenden hin erstrecken.

Das Material der sich weiter entwickelnden Kultur, aus der nur die Zygoten haltenden Fäden stets herausgesucht wurden, ward schließlich so reichlich, daß ich hoffen durfte, die lange unentschieden gebliebene Frage nach den Vorgängen innerhalb der reifen Sporen-Zellen zur völligen Lösung bringen zu können. In dieser Zeit gerade erschien die Arbeit von A. Tröndle[1]) „Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra", und da seine negativen Befunde den einzigen bis dahin vorliegenden genaueren Angaben von Chmielewsky vollkommen widersprechen, war es im Interesse der Sache geboten, den ersten Teil der Arbeit möglichst bald zu veröffentlichen und ihren Abschluß alsdann erst folgen zu lassen.

Die mit zahlreichen Zygoten versehenen Spirogyrafäden wurden mit Flemmingscher Lösung, zum Teil auch mit vom Rath'schen Gemisch fixiert und zwar stets in der Nacht ca. 12 Uhr. Es kam natürlich darauf an, möglichst alle Altersstufen zu erhalten und so wurden die isolierten Einzelkulturen mit den frei herausgesuchten Zygotenfäden nach und nach getötet. Einen größeren Teil hatte ich reserviert, um nach langsamer Eintrocknung die Keimung zu beobachten. Da jedoch in den Monaten November und Dezember auffallend warme und helle Tage vorherrschend waren, gingen einige Zellen dieser Fäden vorzeitig in Keimung über. Infolgedessen opferte ich auch diese Kultur und fixierte sie in einigen aufeinander folgenden Nächten vollständig. Dieses Material war es, das allein Resultate ergab.

Es handelt sich bekanntlich darum, ob in den Zygoten von Spirogyra eine Reduktionsteilung stattfindet oder nicht. Chmielewsky[2]) hatte 1890 eine russische Arbeit veröffentlicht, deren Resultate ich nach dem Referate von Famintzin[3]) hier kurz zusammenstelle; sie sind gewonnen an Spirogyra crassa: „Die Kerne der mit Kopulationsfortsätzen versehenen Zellen unterscheiden sich gar nicht von den Kernen der vegetativen Zellen. In den Zellen mit zusammengezogenem und zur Bildung der Zygote bereitem Plasma dagegen wird die Membran des Kernes weniger bemerkbar. In jungen, eben erst gebildeten Zygoten nähern sich die

1) Botan. Ztg. 1907, Bd. LXV, I, pag. 187 ff.

2) W. Chmielewsky, Materialien zur Morphologie und Physiologie des Geschlechtsprozesses bei Thallophyten. Charkow 1890. (Titel nach dem Referate von Famintzin.

3) A. Famintzin, Übersicht der Leistungen auf dem Gebiete der Botanik in Rußland während des Jahres 1890 (aus dem Russischen übersetzt), pag. 16—20. Der Akademie in St. Petersburg am 29. Mai 1891 vorgelegt.

Kerne der männlichen und der weiblichen Zelle gegenseitig. Als wesentliches Merkmal der Kerne in diesem Entwicklungsstadium erscheint der Mangel der Kernmembran. Beide Kerne befinden sich in diesem Stadium in einem gemeinsamen, auf plasmatischen Fäden suspendierten Zentralplasma. In den braunen, schon mit allen Membranen versehenen Zygoten fließen die beiden Zellkerne zusammen, und der auf diese Weise entstandene neue Kern beginnt sich karyokinetisch zu teilen. Jeder der beiden durch Teilung entstandenen Kerne teilt sich seinerseits ebenfalls karyokinetisch in weitere zwei Kerne. Es erweisen sich somit in der Zygote vier Kerne. Zwei davon nähern sich bis zur Berührung. Diese sich gegeneinander nähernden Kerne werden von Chmielewsky als sekundäre bezeichnet, zum Unterschiede von den primären Kernen der jungen Zygoten, die ebenfalls in Berührung treten; die zwei übrigen Kerne beginnen sich durch Abschnürung zu teilen; die Nucleoli dieser letzteren Kerne vervielfältigen sich wahrscheinlich durch Freibildung. Schließlich verschwinden die sich fragmentierenden Kerne spurlos. Die sich gegeneinander nähernden sekundären Kerne sind leicht von den primären durch die an ihrer Oberfläche befindliche scharf markierte Membran zu unterscheiden. Völlig reife Zygoten sind mit je einem Kerne versehen; die aus den Zygoten hervorgehenden jungen Pflänzchen weisen dagegen beim Erreichen einer gewissen Größe schon je zwei Kerne auf.“ Zu beachten ist, daß zur Zeit der Publikation Chmielewsky's von dem Vorgange der Reduktionsteilung bei Pflanzen noch nichts bekannt war.

Die bereits genannte Arbeit von A. Tröndle[1]) beschäftigt sich mit Spirogyra neglecta Ktzg., Spirogyra Spréeiana Rabenhorst und besonders Spirogyra communis Ktzg. Seine Angaben über die Morphologie des Kopulationsprozesses und über das Reifen der Zygoten sind recht sorgfältig und bringen mancherlei neue Tatsachen. Das Verschwinden der männlichen Chromatophoren in der Zygote konnte Tröndle genau verfolgen und damit diese von Chmielewsky bereits in einer der vorher erwähnten Arbeit vorausgehenden Publikation[2]) angegebene Tatsache bestätigen. Die genaueren Beobachtungen Tröndle's darüber bieten wohl neue Einzelheiten; die Angaben Chmielewsky's über das Verhalten der Kerne in den Zygoten konnte er jedoch nicht bestätigen. Die ältere Literatur ist von Tröndle sehr sorgfältig zusammengestellt, so daß ich davon absehen darf, weiter darauf einzugehen.

1) A. Tröndle, lc. Bot. Ztg. 1907.

2) W. Chmielewsky, Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyraarten. Bot. Ztg. 1890. Bd. XLVIII, pag. 773.

Meine Beobachtungen erstrecken sich zunächst auf jüngere Zygoten, die etwa 2—20 Tage nach ihrer Bildung fixiert waren. Sie enthielten stets zwei Kerne in größerer oder geringerer Entfernung von einander, jeder mit deutlichem Nucleolus versehen. Von einem Schwinden der Kernmembran, wie Chmielewsky es angibt, konnte ich mich zunächst nicht überzeugen. Das gleiche Verhalten, nur mit völliger Annäherung der beiden Kerne aneinander und gegenseitiger Abplattung an der Berührungsfläche, zeigte sich im gesamten weiteren Materiale. Stets waren die Membranen erhalten und die Nucleolen deutlich. Die Zellen wurden teils in Nelkenöl durchsichtig gemacht, teils geschnitten. Ältere Zygoten waren nach ihrer Härtung in Alkohol durch leichten Druck zum Platzen gebracht, um die Färbemittel (Hämatoxylin und Eosin) wie event. das Paraffin eindringen zu lassen. Tröndle hatte bereits dasselbe Verfahren angewandt. Das geschnittene Material ward dann zunächst wieder möglichst entfärbt und mit dem Dreifarbenverfahren nach Flemming behandelt.

Abweichende Resultate ergab, wie gesagt, nur diejenige Kultur, welche bereits vereinzelte Keimlinge hatte austreten lassen. Die Untersuchung wurde hier nur an Mikrotomschnitten ausgeführt. Die vorhergehende Färbung mit Hämatoxylin erleichterte zwar die Orientierung der Fäden im Paraffin außerordentlich, bereitete aber durch die Notwendigkeit der Entfernung des übermäßig eingedrungenen Farbstoffes mit Eisenalaun manche Schwierigkeiten.

Beginnen wir mit der genauen Betrachtung der im Begriffe der Vereinigung stehenden Kerne, Fig. 1—3 Taf. I, so ist es notwendig, über das Verhalten des Kernes und Nucleolus bei Spirogyra einiges vorauszuschicken, da hier von anderen Pflanzen abweichende Verhältnisse vorliegen. An der Hand der überaus sorgfältigen neuesten Arbeit auf diesem Gebiete von J. Berghs[1]) stellen wir folgendes fest:

Das Netzwerk des ruhenden Kernes von Spirogyra nitida, die von Berghs eingehend studiert ward, enthält nur sehr wenig Chromatin, welches sich an der Bildung der Chromosomen nicht beteiligt. Diese gehen vielmehr ausschließlich aus dem Nucleolus hervor, der während der ganzen Teilung erhalten bleibt. In der Prophase treten 12 Chromosomen auf, die sich durch dunklere Färbung von der übrigen Masse des Nucleolus unterscheiden und über seine membranlose Oberfläche oft weit hinausragen. Sie erleiden eine Längsteilung und ordnen sich zur

1) Jules Berghs, Le noyau et la Cinèse chez le Spirogyra. Institut Carnoy. Louvain, „La Cellule“, T. XXIII, 1. Fasc. 1906. pag. 53—86. 3 Taf.

Kernplatte an. Während der Anaphase teilt sich die Masse des Nucleolus in zwei nach den Spindelpolen hin auseinanderweichende Gruppen von längeren stabförmigen Gebilden, im ganzen sechs, die ihrer Länge nach doppelt sind. Die eigentlichen kurzstabartigen Chromosomen befinden sich paarweise an den äquatorialen Enden dieser Nucleolusstäbe. Die Tochterkerne gehen aus den beiden an den Polen sich abrundenden Nucleolusmassen in der Weise hervor, daß vom Kernrande her eine starke Vacuolenbildung die dichtere, ihre Chromosomen mit sich führende Plasmamasse in die Kernmitte zusammendrängt, und somit wieder ein inhaltsarmer oder fast inhaltsloser Kern mit sehr dichtem großem Nucleolus gebildet wird.

Dies ist der wesentliche Inhalt der Arbeit von Berghs, auf die noch häufiger zurückzukommen sein wird. Es wäre natürlich wünschenswert gewesen, sich vor Beginn der Untersuchung zu vergewissern, welches die Chromosomenzahl unserer Spirogyra jugalis ist, ob ebenfalls 12 oder eine andere. In ganz vereinzelten Fällen erlauben die Nucleolen auch in den noch unverschmolzenen Kernen der Zygoten bei sehr starker Entfärbung diese Körper sichtbar zu machen. So gelang es in einigen Fällen (Fig. 1*a*), die erst nach Feststellung der wichtigeren Resultate aufgefunden wurden, 14 winzig kleine stärker tingierte Gebilde nachzuweisen, die, wie sich nachher zeigen wird, den Chromosomen entsprechen dürften[1]).

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der Figuren über: „Fig. 1 stellt aus einer älteren Zygote zwei nebeneinander liegende Kerne dar, die ihre aneinandergrenzenden Membramen bereits großenteils schwinden lassen und nur an der Oberfläche noch die frühere Grenzlinie markiert zeigen. In Fig. 2 ist die Vereinigung vollzogen; ein großer blasser Kern mit sehr wenig Inhalt umschließt zwei große tief dunkel tingierte Nucleolen, die alsbald (Fig. 3) ebenfalls in einen einzigen verschmelzen. Fig. 4 zeigt den Beginn einer Änderung im stark aufgeschwollenen Nucleolus des im übrigen unverändert blassen und inhaltsarmen Kernes. Der Nucleolus ist im Innern vacuolisiert und drängt eine dichtere Masse, die vorläufig nicht weiter in sich differenziert erscheint, an den Rand der sich damit von der minder dichten Innenmasse abhebt und sondert.

---

1) Über ähnliche Fälle der Feststellung der Chromosomenzahl im ruhenden Kern vergl.: O. Rosenberg, Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora 1904, pag. 251. Weitere Literatur bei: E. Strasburger, Ontogenie der Zelle. Progressus rei botanicae 1906, Bd. I, S. 131. Fr. Laibach, Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Diss. Bonn. Beih. bot. Zentralblatt, Bd. XXII, 1907.

In Fig. 5 hat sich die scharfe Grenze des Kernes gegen das umgebende Zellplasma — also die Kernmembran — aufgelöst, und man sieht gleichzeitig den Nucleolus auseinanderquellen und seine inhaltsreicheren, dunkel gefärbten Randmassen in Form eines längeren, hie und da an den Rändern eingeschnittenen Bandes ausgezogen, von minder dunkel gefärbten Plasmapartien umgeben. Es ist deutlich, daß diese den Beginn fädiger Struktur zeigen. Ein oder mehrere heller gefärbte Kugeln verschiedener Größe werden aus dem Nucleolus-Inneren in das umgebende Plasma verlagert, Fig. 5.

Dieser Zustand der Kern- und Nucleolusauflösung ist mir in sehr verschiedenen Formen entgegengetreten. Bald nehmen die Kernmassen dabei lang ausgezogene Form an, Fig. 6*a*, bald bleiben sie mehr rundlich. In jedem Falle aber tritt eine weitere tief eingreifende Umlagerung und Zerlegung der dunkler gefärbten Nucleolusmassen ein: Fig. 6*b*, 6*c*. Die Chromosomen werden mehr und mehr herausgebildet. So darf man diese Zustände dem bei der Sexualzellbildung der höheren Gewächse stets gefundenen Synapsisstadium vergleichen. Es mag darauf hingewiesen sein, daß Charles Allen[1]) bei der Untersuchung der Zygotenkeimung von Coleochaete eine Abbildung der Synapsis wiedergibt, die mutatis mutandis mit den hier vorliegenden große Ähnlichkeit besitzt; freilich handelt es sich dort um sehr lange Chromosomenfäden bei der ersten Bildung, während hier nur kurze Klümpchen in Erscheinung treten. Fig. 6*b*, 6*c*. Nach der großen Verschiedenartigkeit und Häufigkeit der Bilder scheint dieses Stadium ziemlich lange Zeit in Anspruch zu nehmen. Es ist das aber auch nicht verwunderlich, da hier die wichtigsten Veränderungen mit dem ganzen Kern resp. Nucleolus vor sich gehen.

Es sollen ja die aus den beiden im Zygotenkern vereinigten Chromosomen hier derartig verteilt und zusammengearbeitet werden, daß die Mischung der elterlichen Eigenschaften den weiteren Nachkommen unverkürzt übermittelt werden kann. Indem ich die zurzeit herrschende Auffassung über diese Vorgänge, bei den höheren Pflanzen wie sie letzthin von E. Strasburger[2]) zusammenfassend dargestellt worden sind, als bekannt voraussetze, schildere ich das in manchen Einzelheiten ein wenig abweichende Verhalten der Spirogyrakerne weiter.

---

1) Charles E. Allen, Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Berichte d. D. botan. Ges. 1905, Bd., XXIII, 285, Taf. XIII, Fig. 2.

2) E. Strasburger, Ontogenese der Zelle seit 1875. Progressus rei botanicae, Bd. I, pag. 63 ff. Jena 1906.

In der auf Fig. 6*c* folgenden Fig. 7 dürfte ein bereits erheblich weiter vorgeschrittener Zustand vorliegen. Da es mir aber trotz aller Bemühungen nicht gelang, ein Zwischenstadium zu Gesicht zu bekommen, so erscheint der Schluß gerechtfertigt, daß dieser Übergang relativ schnell verlaufen muß.

Man erkennt 14 Vierergruppen inmitten des feinkörnig dichten Nucleolus, der von leichteren Plasmawolken umgeben liegt, in denen man zwei oder mehr schwach gefärbte Chromatinkügelchen — den ausgestoßenen Nucleolen anderer Gewächse vergleichbar — entdeckt. Demnach sind 28 kurze dicke Chromosomen herausdifferenziert, sie haben sich paarweise zusammengelegt und eine weitere (Längs)-Spaltung erlitten. Abweichend von dem Verhalten der meisten höheren Gewächse tritt eine Verschmelzung der ein Paar bildenden beiden Chromosomen erst später ein (cf. Fig. 9), so daß auf dem Zustande der Fig. 7 und 8 die Vierergruppen in aller Deutlichkeit sichtbar sind. Da ihrer 14 vorliegen also 14 Doppelchromosomen in das Anfangsstadium der heterotypischen Teilung eintreten, ist die im Nucleolus der ruhenden Kerne vor ihrer Verschmelzung zum Zygotenkern gefundene Zahl von Chromosomen vollauf bestätigt. Die haploide Generation zählt 14, die diploide 28 Chromosomen.

Die Figuren 7 und 8 entsprechen demnach dem früher für die Sexualzellbildung der höheren Pflanzen angenommenen Stadium der „doppelten Längsspaltung“. Doch geht dieser Zustand, wie gesagt, alsbald noch wieder teilweise verloren. In Fig. 7 und mehr noch in Fig. 8 ist stellenweise der erste Beginn eines Wiederverschmelzens bereits angedeutet und in Fig. 9 ist diese Vereinigung vollkommen geworden und nur die Paare der Doppelchromosomen sind erhalten geblieben. Dieser Zustand entspricht einer typischen Diakinese.

Der Übergang zu der Kernplatte wird durch Anlage von mehrpoligen Spindelfiguren Fig. 9*a* eingeleitet, die aber früher oder später ihre Spindelfasern zur Parallele umlagern. In der alsdann zweipoligen Spindel ordnen sich nach und nach die Doppelchromosomen zu einer Kernplatte an, Fig. 10; eine Lage, die nach dem mehrfachen Auftreten in meinen Präparaten wiederum von längerer Dauer zu sein scheint. Die Spindelfasern nehmen unterdessen noch etwas an Länge zu. Fig. 11. Die ausgetretenen Chromatinkugeln sind häufig gerade an den beiden Polen wahrnehmbar. Daß diese Lage auch bei höheren Pflanzen von den austretenden Nucleolen oft eingenommen wird und seiner Zeit zu der irrtümlichen Annahme von Centrosomen mit Ver-

anlassung gegeben haben dürfte, habe ich[1]) unter zunächst allgemeinem Widerspruche zuerst nachgewiesen.

Das Auseinanderweichen der Doppelchromosomen scheint sich sehr langsam zu vollziehen und eine erhebliche Längsstreckung der Spindelfasern begleitet den Vorgang. Während die Synapsisstadien, die Diakinese und auch noch die Kernplatte stets an einer Seite der Zygote gefunden werden, durchquert die zur Reduktionsteilung führende Spindel schließlich den ganzen Zellraum von einer Längsseite zur anderen hinüber. Somit finden sich die Tochterkerne regelmäßig zunächst an den beiden Seiten einander gegenüber. Mit dem erst nach dem Zustande der Kernplatte einsetzenden Längerwerden der Spindel dürfte es zusammenhängen, daß die Doppelchromosomen stets in langem Zuge hintereinander dieser Spindel angereiht erscheinen (Fig. 12). Man zählt jetzt leicht 28 paarweise liegende Chromosomen und beobachtet ebenfalls deutlich, daß jene erste, inzwischen durch Wiederverschmelzung zurückgegangene Längsspaltung hier zuerst von neuem sichtbar wird, wie es ja dem Stadium der Metaphase[2]), in das der Kern eingetreten ist, entspricht. Von den vorhandenen 28 Chromosomen werden 14 jedem Tochterkerne zufallen müssen, und ihre Zusammenlegung zu Paaren sichert eine möglichst gleichmäßige Verteilung der von den beiden in der Zygote vereinten Eltern kommenden Teile. Es ergibt sich also, daß nur für dasjenige Entwicklungsstadium, welches zwischen der Kernvereinigung innerhalb der Zygote und dem Eintritt der ersten Teilung liegt, eine diploide Generation bei Spirogyra jugalis vorhanden ist, wie auch Allen bei Coleochaete die doppelte Chromosomenzahl auf die Zygote allein beschränkt fand.

Nur der Abschluß dieser Teilung des Mutterkernes konnte dann noch in meinen Präparaten aufgefunden werden (Fig. 13). Die Tochterkerne, jeder einer Längsseite anliegend, haben sich bereits wieder abgerundet, ohne jedoch durch eine Membran vorerst umschlossen zu werden. Auch die größeren und kleineren gleichmäßig hellen Chromatinmassen sind noch nicht in die Tochterkerne (Nucleoli) aufgenommen. Dagegen treten die einem jeden zugeteilten 14 Chromosomen als dunkler tingierte Gebilde hervor. Sie sind sehr stark zusammengeschrumpft, ein Zeichen, daß sie sich der in Fig. 12 zu ihrer Volumvergrößerung beitragenden anderen Nucleolusbestandteile[3]) wieder entledigt haben.

1) G. Karsten, Über Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei Psilotum triquetrum. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1893. 555.

2) E. Strasburger, Progressus lc., pag. 68.

3) Jules Berghs, lc. pag. 67. Taf. III, Fig. 26, 27 usw.

Einige von den Chromosomen, die entsprechend orientiert sind, lassen eine Längsspaltung deutlicher hervortreten. Die Reste der Spindelfasern sind ebenfalls noch in der früheren Richtung kenntlich erhalten.

Zugleich bemerkt man aber an dem linken Tochterkerne andere in Längsrichtung der Zygote verlaufende zarte Spindelfasern (Fig. 13). Man könnte daraus schließen, daß eine zweite Teilung gleich darauf folgen wird, die Zerlegung des Zygotenkernes durch die homöotypische Teilung zu vervollständigen. Das wird für viele, vielleicht die meisten Fälle auch gewiß zutreffen, doch belehrte mich eine andere mir zunächst rätselhaft bleibende Erscheinung, daß es nicht unbedingt so kommen muß. In der Fig. 14 liegen die beiden Tochterkerne einander genau so gegenüber wie in Fig. 13, aber ihre Struktur ist eine weit abweichende. An Stelle des aufgelockerten feinkörnigen Nucleolusplasmas, mit den darin verteilten Chromosomen finden sich zwei geschlossene, von deutlicher Membran umgebene Kerne. Der rechte ist in einer den früher geschilderten Synapsiszuständen (Fig. 5, 6a—6c) ähnlichen Verfassung, der andere links zeigt einen stark vacuolisierten Nucleolus, der einzelne Fäden gegen die Kernmembran hin ausgespannt hat. Die zwischen beiden noch vorhandene Plasmabrücke hat ihre kinoplasmatische Struktur verloren (Fig. 14). Eine Erklärung dafür gibt die bereits oft genannte Arbeit von Jules Berghs[1]). Auf seiner Tafel III zeigt er die Rückkehr der Tochterkerne nach der vegetativen Teilung in den Zustand der Ruhe und es wiederholen sich die in der Prophase der Kerne gezeigten Stadien in umgekehrter Reihenfolge. Gerade der linke Kern der Fig. 14 entspricht genau der Darstellung von Fig. 31—34 bei Berghs, welche die Wiederbildung des Nucleolus im inhaltsleeren Kerne schildern.

Es ist also kaum daran zu zweifeln, daß die Fig. 14 zwei in den Zustand der Ruhe zurückkehrende Tochterkerne darstellt. Da mir nur dieses eine Beispiel davon in die Hände kam, vermag ich nichts weiteres darüber zu sagen, ob diese Unterbrechung der Reduktion einem häufigen Vorkommen entspricht. Vorstellen läßt sich ja leicht, daß es für die Lebensweise von Spirogyra, die oft an winzige Wasserpfützen gebunden ist, welche bei Witterungsumschlag im Laufe eines klaren Sommertages austrocknen können, vorteilhaft sein mag vor Entwicklung des zarten Keimlings noch einmal in ein größere Widerstandsfähigkeit ermöglichendes Ruhestadium zurückkehren zu können. Ökologisch wäre also das

---

1) Berghs, lc. pag. 71. Taf. III, Fig. 30—40. „Par conséquent dans le Spirogyra, la télophase représente aussi, pour ainsi dire, une prophase renversée.“

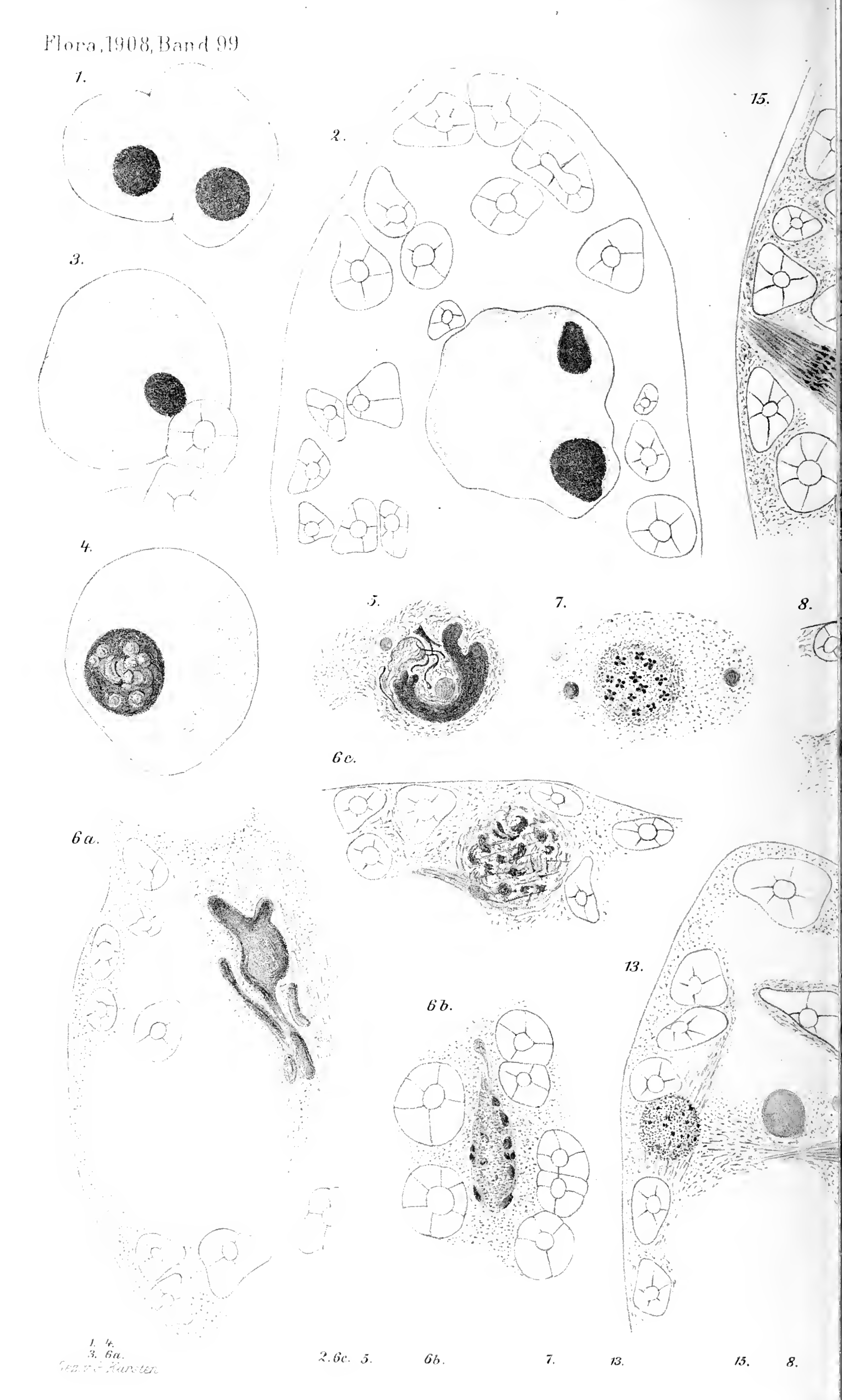
Verhalten recht verständlich; ob und wie die beiden Kerne bei Wiedereintritt günstigerer Verhältnisse sich weiter verhalten würden, muß späterer Untersuchung vorbehalten bleiben.

Angenommen darf aber wohl werden, daß in der Regel diese Unterbrechung ausbleibt und dann auf die Fig. 13 alsbald die Fig. 15 folgt. Es ist in fast allen beobachteten Fällen dieses Zustandes die eine Tochterkernspindel gegen die andere um 90° gedreht, so daß die eine in Längsansicht, die andere im Querschnitt, unter günstigen Umständen mit Freilegung der Kernplatte, getroffen werden. Ebenso sind meist die Kerne bereits aus der Gegenüberstellung in andere Lagen übergegangen. Natürlich wäre es nur bei besonders glücklichem Zufall möglich beide Kernteilungsfiguren in einem Schnitte beisammen zu haben; so mußte auch diese Fig. 15 aus dem benachbarten Schnitte ergänzt werden. Im Querschnitte sind 14 einfache Chromosomen in der Kernplatte vereinigt, der Längsschnitt ließ nicht die volle Zahl zur Darstellung bringen, da sich vielfach gegenseitige Übereinanderdeckung ergeben hätte.

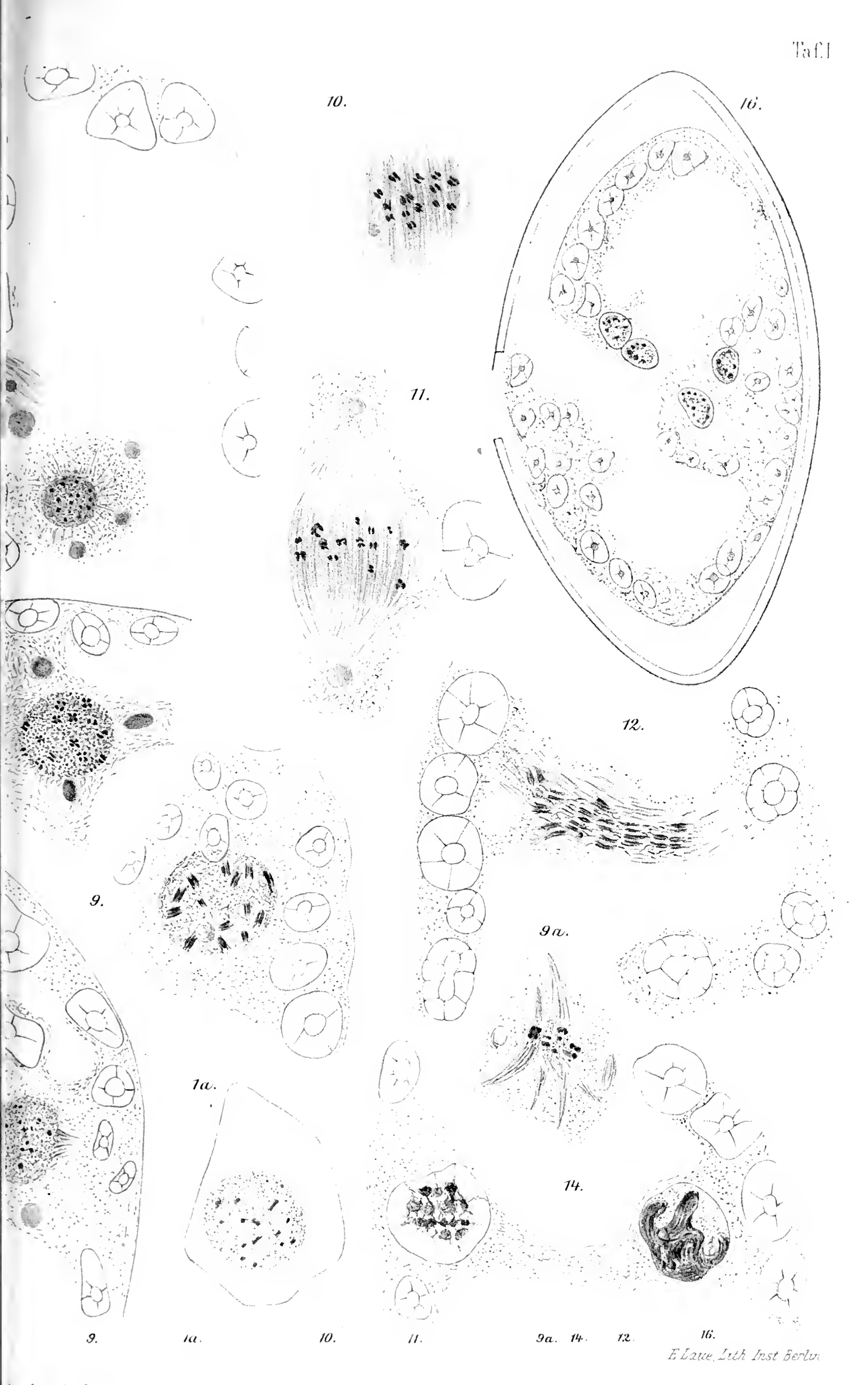
Die vier resultierenden Enkelkerne habe ich nur bereits fertig ausgebildet einige Male wahrnehmen können. Ihre Struktur erschien abweichend von den bisher beobachteten Kernen. Von einer zarten Membran umkleidet besaßen sie zahlreichere, kleine, stärker tingierbare Körnchen im ganzen Kerne verstreut und in zarteres Plasma eingebettet. Über ihr weiteres Schicksal konnte ich dem bisher vorliegenden Material nichts entnehmen und muß die Schilderung der Wiederherstellung des einkernigen Zustandes, der ja nach allen bisherigen Beobachtern kurz vor der Keimung noch herrschen soll, sowie die Darstellung dieses Vorganges selbst einer zweiten Mitteilung überlassen. Zahlreiche inzwischen in Entwicklung begriffene Zygosporen derselben Art lassen die Hoffnung gerechtfertigt erscheinen, daß es glücken wird, auch hier Klärung zu schaffen.

Jedenfalls kann man diesem ersten Abschnitte bereits entnehmen, daß die Angaben von Chmielewsky im wesentlichen völlig richtig waren, daß es freilich darauf ankommt, gerade den richtigen Zeitpunkt abzupassen. Hatte man doch auch die von früheren Beobachtern geschilderte Diatomeen-Kopulation schon fast ganz zum alten Eisen geworfen, nur weil es sonst anerkannt tüchtigen Arbeitern wie Pfitzer und Schmitz in zahlreichen Fällen nicht geglückt war, den richtigen Augenblick des Vorgangs zu erfassen.

Bonn, 30. Januar 1908.



Verlag von Gust



ischer in Jena

Figurenerklärung zu Tafel I.

Fig. 1. Die zwei Kerne der Zygote im Begriffe sich zu vereinigen. 1000/1.

„ 1a. Kern einer Zygote vor der Verschmelzung mit dem andern Kern; im Nucleolus 14 Chromosomen kenntlich. 1500/1.

„ 2. Kern nach der Vereinigung mit zwei Nucleolen. 1000/1.

„ 3. Die Nucleolen des primären Zygotenkernes verschmolzen. 1000/1.

„ 4. Vacuolisierung des Nucleolus, der stark aufgeschwollen ist. 1000/1.

„ 5. Einleitung des Synapsiszustandes; die Kernmembran ist aufgelöst. 1000/1.

„ 6a bis 6c. Weitere in dieser Reihenfolge sich entwickelnde Synapsiszustände. In b und c fangen die Chromosomen an sich deutlicher zu differenzieren. 1000/1.

„ 7 u. 8. Die Chromosomen sind differenziert und deutlich zweimal gespalten. In Fig. 8 beginnt die eine Spaltung wieder zu schwinden. 1000/1.

„ 9. Diakinese der Doppelchromosomen; die erste Längsspaltung ist völlig geschwunden. 1000/1.

„ 9a. Anlage einer mehrpoligen Spindel. 1000/1.

„ 10 u. 11. Vorbereitung zur Kernplatte und Kernplatte der Doppelchromosomen. 1000/1. 11: 1500/1.

„ 12. Langgezogene Spindel mit 28 Chromosomen, die erste bisher verdeckte Längsspaltung kommt wieder zum Vorschein. 1000/1. Chromosomen durch Nuclearmasse vergrößert.

„ 13. Tochterkerne kurz nach der fertigen Ausbildung. 1000/1.

„ 14. Rückkehr der Tochterkerne in zeitweiligen Ruhezustand. cf. Text pag. 9. 1000/1.

„ 15. Zygote mit den Spindeln der beiden Tochterkerne. 1000/1.

„ 16. Zygote mit den vier Enkelkernen. 500/1.

Vom Prothallium der großen Spore und von der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten.

Von **H. Bruchmann.**

(Mit 44 Abbildungen im Texte.)

A. Vom Gamophyten der Makrospore.

Bei den meisten Selaginellen beginnt die Entwicklung der weiblichen Prothallien, wie bekannt, sehr frühzeitig in den großen Sporen. Während diese noch im Sporangium eingeschlossen liegen, und bevor sie ihre volle Größe erreicht haben, also wenn sie noch mit der Mutterpflanze im Zusammenhang stehen, macht sich schon die erste Anlage des Prothalliums unterhalb des Sporenscheitels bemerkbar. Hofmeister[1]) beobachtete dies an Selaginella denticulata, helvetica und Martensii, Pfeffer[2]) dazu an Sel. pilifera und gibt an, daß in den großen Sporen von S. Martensii 6—7 Wochen nach der Aussaat, kurz vor dem Aufspringen der Sporenschale, schon die Bildung der Archegonien beginnt. Von Heinsen[3]) aber wurden die ersten Archegonien-Anlagen bei einer Anzahl von ihm untersuchter Selaginella-Arten bereits vor der Trennung der Sporen von der Mutterpflanze beobachtet, und nach neueren Untersuchungen von Miß Lyon[4]) keimen die großen Sporen von S. apus und rupestris nicht nur im Sporangium, sondern finden auch hier schon Befruchtung. Ja die Sporen von S. rupestris bleiben ganz wie bei höheren Pflanzen solange im physiologischen Zusammenhang mit der Mutterpflanze, bis der Embryo Keimblätter und Wurzel entwickelt hat.

Nun gibt es aber auch Arten, bei denen sich das Prothallium spät, erst längere Zeit nach der Sporenaussaat, in der großen Spore bildet. Zuerst wurde dies von mir[5]) an S. spinulosa beobachtet, dann hob Fitting[6]) diese Eigentümlichkeit auch bei S. helvetica, entgegen der Angabe Hofmeisters, hervor.

Wir haben also innerhalb derselben Gattung von solchen Arten, die das Prothallium und den Embryo in ihren Sporen erst nach deren Trennung von der Mutterpflanze bilden, bis zu solchen, die wie Samen-

1) Hofmeister (2), pag. 122.
2) Pfeffer (3), pag. 20.
3) Heinsen (5), pag. 13.
4) Miß Lyon (9), pag. 183.
5) Bruchmann (7), pag. 43.
6) Fitting (8), pag. 48.

pflanzen diese Bildungen noch während des Zusammenhanges der Spore mit der Pflanze ausführen, mannigfache Übergänge zu verzeichnen.

Auch über die Art und Weise der Entwicklung des weiblichen Prothalliums sind wir durch eine Anzahl neuerer Untersuchungen gut unterrichtet, so von Heinsen (5), Arnoldi (6), Miß Lyon (9) und Campbell (10). Es wurde, gegenüber den Angaben älterer Autoren, das Hauptergebnis gewonnen, daß diese Entwicklung, wie auch bei den Isoeten und Coniferen, auf freie Zellbildung zurückzuführen ist.

Aber die Frage nach dem „Diaphragma" des Prothalliums, d. i. nach der Grenzschicht zwischen dem im Gipfel der Spore zuerst angelegten kleinzelligen oberen Gewebe und dem später entwickelten großzelligen unteren, dürfte noch der klaren Beantwortung harren.

Mettenius und Hofmeister fanden eine derbe, „glasartige", mit Tüpfeln versehene, gewölbte Trennungsschicht zwischen dem primären und dem sekundären Prothallium der S. Kraussiana, und zwar sah Hofmeister[1]) dies Diaphragma bei S. Kraussiana auffallend stark ausgebildet, im minderen Grade bei S. helvetica. Auch Pfeffer[2]) bestätigte dies an S. Martensii. Hier sei das Diaphragma gegenüber den gewöhnlichen Zellwänden zwar merklich verdickt, indes ungleich weniger als bei S. Kraussiana. Es hätte hieraus gefolgert werden können, daß ein Diaphragma in jedem unserer Prothallien mehr oder weniger deutlich ausgebildet vorkomme.

Allein Heinsen[3]), der eine Anzahl keimender Sporen untersuchte, und zwar von S. Martensii, lepidophylla, apus, Willdenowiana, helvetica und glauca, hat vergeblich nach einem Diaphragma geforscht; er konnte das Vorhandensein eines solchen nicht konstatieren. Auch Arnoldi[4]), welcher die Entwicklung des Prothalliums von S. cuspidata Link var. elongata Sp. verfolgte, fand ebenfalls kein Diaphragma und behauptete, daß die Annahme eines solchen ein Fehler sei, welchen Pfeffer und seine Vorgänger gemacht hätten.

Meine Untersuchungen über S. spinulosa haben gezeigt, daß auch bei dieser Art ein Diaphragma fehlt. Da ihre Sporen das Prothallium erst längere Zeit nach ihrer Ausstreuung und dann in ununterbrochener Folge entwickeln, so hat eine Abgrenzung zwischen einem primären und einem sekundären Prothallialgewebe keine Bedeutung. Doch hob ich hervor, daß ein Diaphragma für S. Kraussiana und einige andere

1) Hofmeister (2), pag. 122 u. Taf. XXVI, Fig. 12—16.
2) Pfeffer (3), pag. 25.
3) Heinsen (5), pag. 16.
4) Arnoldi (6), pag. 165.

Arten nicht geleugnet werden kann[1]). Auch Campbell[2]) bestätigte eine derartige Zellschicht an S. Kraussiana, an derselben Art, an welcher sie Mettenius und Hofmeister zuerst fanden, die aber die Pflanze unter falschem Namen anführten.

In den von mir untersuchten Sporenarten fand sich das Diaphragma ebenso deutlich, wie bei S. Kraussiana, auch bei S. Poulteri ausgebildet, und die von Hofmeister hervorgehobenen Tüpfel sind gleichfalls gut erkennbar (Fig. 4 *d*). Das Fehlen dieser Grenzschicht bei S. Martensii bestätige ich, auch an älteren Prothallien tritt sie nicht hervor (Fig. 3). Es gibt somit Selaginellen mit einem Diaphragma im Prothallium, andere ohne ein solches, und zwar können solche Arten, die schon in der noch unausgewachsenen Makrospore im Sporangium mit der Bildung des Archegonialgewebes

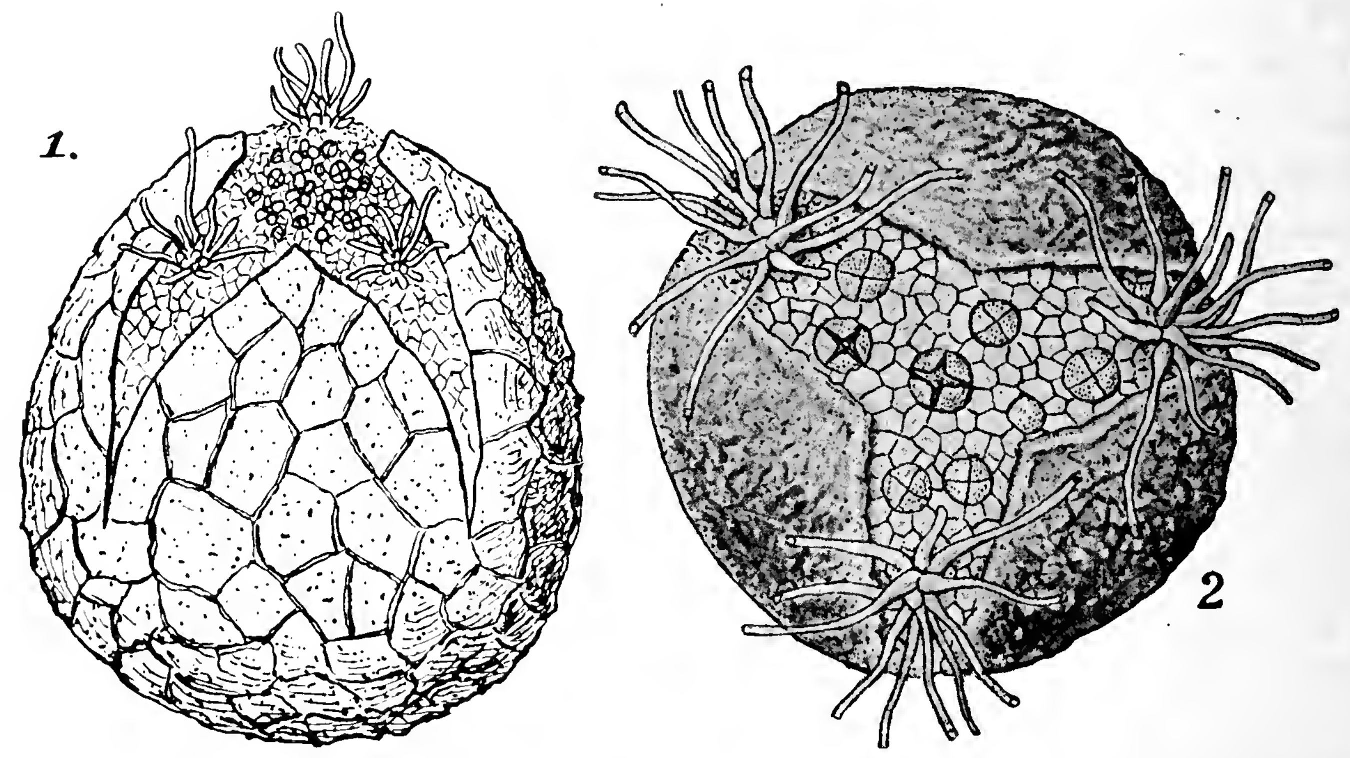


Fig. 1. Keimende Makrospore von Sel. Kraussiana A. Br. Das hervortretende Prothallium zeigt auf seinem Scheitel die Archegonien und in den Winkeln der klaffenden Sporenschale drei Rhizoidhöcker. Vergr. 52.

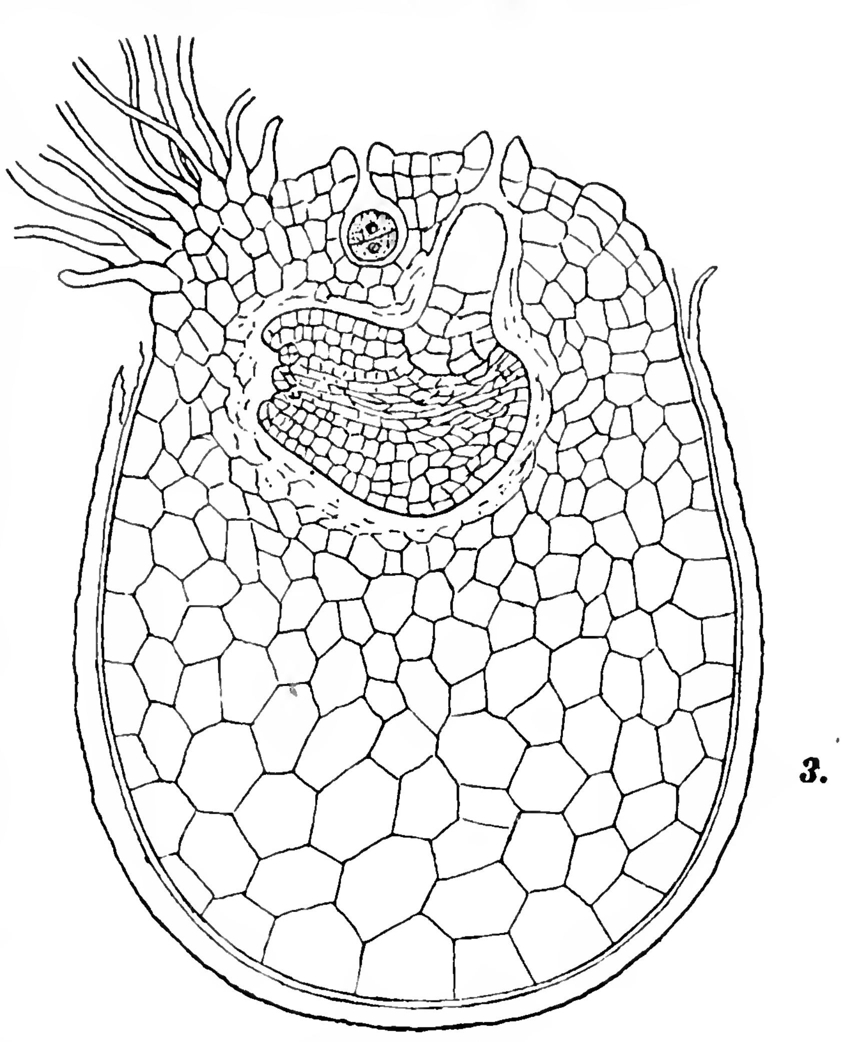
Fig. 2. Aufgesprungene Makrospore von Sel. Martensii von oben gesehen. Die Archegonien und Rhizoidenhöcker des Prothalliums sind deutlich erkennbar. Vergr. 150.

beginnen, dieses gegen das später nach der Sporenreife und Aussaat hinzuzufügende Ernährungsgewebe durch eine verdickte Grenzschicht, das Diaphragma, abschließen (z. B. S. Kraussiana, Poulteri). Andere Arten aber, die gleichfalls das Prothallium in unterbrochener Entwicklung, in zwei Etappen aufbauen, verzichten auf solche Trennungsschicht (z. B. S. Martensii). Daß nun denjenigen Arten, die erst nach der Aussaat in der keimenden Spore das Prothallium anlegen und in ununterbrochener Folge entwickeln (z. B. S. spinulosa) das Diaphragma fehlt, scheint erklärlich zu sein.

1) Bruchmann (7), pag. 44.

2) Campbell (13), pag. 517, Fig. 298.

Das weibliche Prothallium, welches fast ganz in der Spore eingeschlossen bleibt und nur mit seiner Scheitelregion nach dem Aufspringen der drei Sporenkanten freigelegt ist (Fig. 1 und 2), wird zwar aus den in der Makrospore reichlich vorhandenen Reservestoffen aufgebaut, dennoch scheint es Rhizoide nicht entbehren zu können, um auch noch mit dem Substrat physiologisch in Verbindung zu treten (Fig. 1—4). Diese Rhizoidbildung der großen Selaginella-Prothallien ist noch nicht klar erkannt.



Mettenius[1]), von dem wir zuerst und sehr ausführlich auch durch

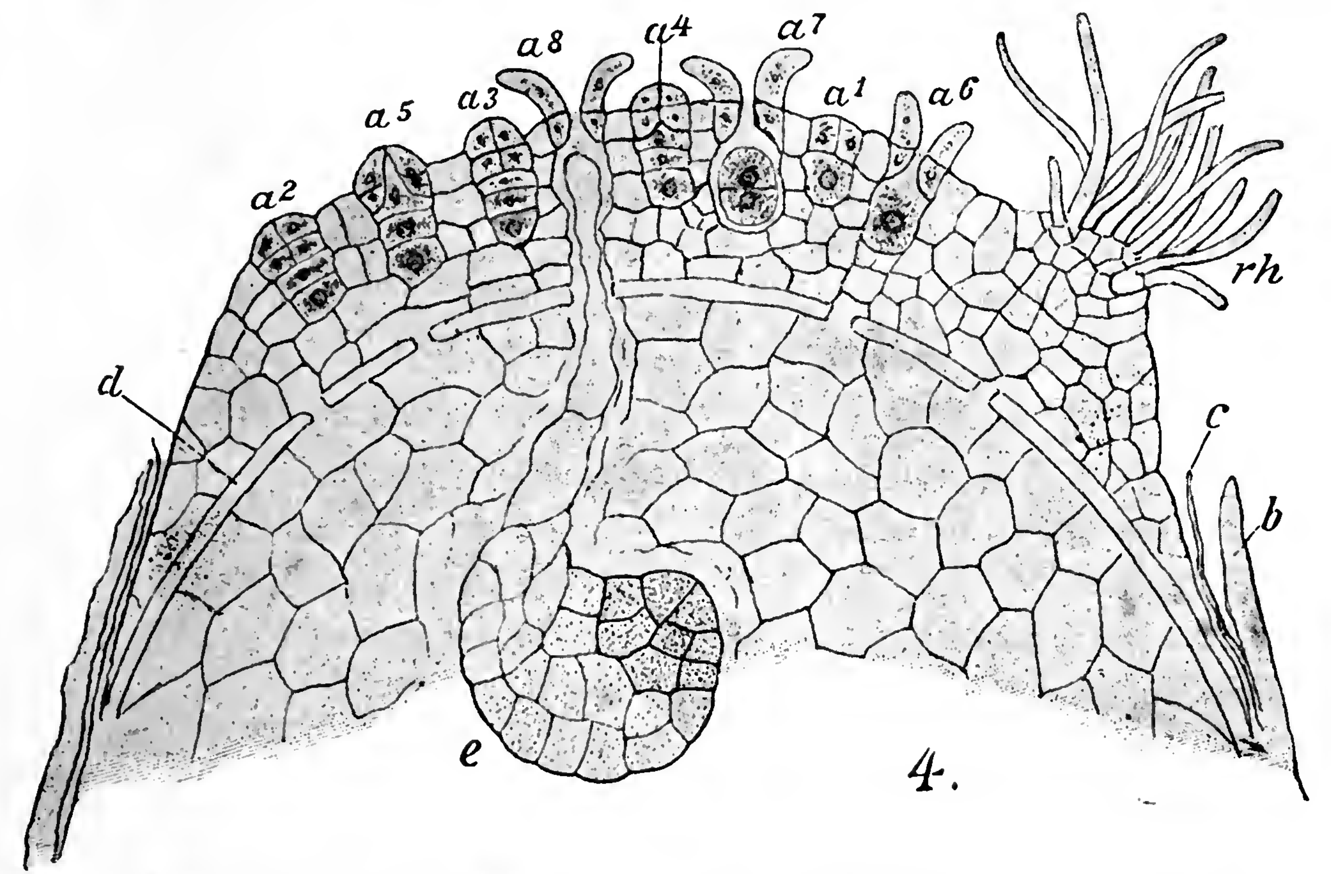


Fig. 3. Längsschnitt einer Makrospore von Sel. Martensii mit Prothallium und zweien sich in ihm entwickelnden Embryonen. Vergr. 150.

Fig. 4. Längsschnitt des oberen Teiles einer Makrospore von Sel. Poulteri. a^1 bis a^6 Archegonien in verschiedenen Entwicklungsstadien. a^7 und a^8 befruchtete Archegonien mit jungen Embryonen. *rh* Rhizoidenhöcker, *d* Diaphragma, *e* Embryo, *b* Exosporium, *c* Endosporium der Sporenschale. Vergr. 225.

1) Mettenius (1), pag. 12.

Abbildungen über diese Rhizoide unterrichtet werden, läßt sie mit den Archegonien im Zusammenhang entstehen. Die oberen Halszellen unbefruchteter Archegonien wüchsen zu Rhizoiden aus, oder eigentümliche Wucherungen von weiter unten am Prothallium stehenden Archegonien erzeugten solche durch ihre Scheitelzellen. Hofmeister[1]) schließt sich diesen Ausführungen an und bildet auch auf Tafel XXVI, Fig. 15 und 16 am Prothallium von S. Kraussiana seitlich solche abnorme Archegonien ab. Auch Pfeffer[2]) sieht an dem Prothallium von S. Martensii die Halszellen unbefruchteter Archegonien zu Haaren auswachsen, auch wulstig hervorragende vielzellige Archegonien-Körper sie bilden, wie Mettenius es gezeigt hat. Scheinbar ganz andere Bildungen als die vorher beschriebenen entdeckte ich[3]) auf der Oberfläche des Prothalliumscheitels von S. spinulosa, nämlich drei Gewebewülste, die ich Sprenghöcker nannte. Dieselben werden, wie ich hervorgehoben, frühzeitig in der geschlossenen Spore, bereits vor der Bildung der Archegonien angelegt. Etwa unter der Mitte einer jeden Dehiszenzleiste der Sporenschale zeigt die Zellpartie regere Teilung und dichtere plasmatische Stoffe als ihre Umgebung. Es bildet sich so unter jeder Sporennaht ein Druckgewebe aus, welches über die Oberfläche hervortreibt und die hier mit ziemlich breiten Flächen aneinander haftenden Nähte der Sporenschale sprengt. Darauf markieren diese drei ansehnlichen Gewebehöcker auf der entblößten Prothallium-Oberfläche in den Winkeln der aufgerissenen Sporenschale die Eckpunkte eines gleichseitigen Dreiecks, auf dessen gewölbter Fläche die Archegonien gebildet werden. Diese Höcker besitzen meist eine länglichovale Grundfläche, deren größter Durchmesser mit der Richtung der Sporenscheitelkante zusammenfällt, und ihre oberflächlichen Zellen wachsen in größerer oder geringerer Zahl oft zu langen, den Durchmesser der großen Spore weit übertreffenden Rhizoiden aus.

Campbell[4]), der sich auch mehrfach mit den keimenden Makrosporen der S. Kraussiana beschäftigt hat, bildet dieses Prothallium ohne Rhizoide ab (Fig. 298 und 301) und erklärt, daß bei dieser Art solche Gebilde nicht gesehen wurden.

Nach meinen Untersuchungen der großen Sporen von S. Kraussiana, Poulteri und Martensii erhalten auch die Prothallien dieser Arten dieselben Rhizoidhöcker, die ich bei S. spinulosa fand (Fig. 1—4),

1) Hofmeister (2), pag. 124.
2) Pfeffer (3), pag. 31.
3) Bruchmann (7), pag. 45.
4) Campbell (13), pag. 520.

und diese sind in keinem Falle als wuchernde Archegonien aufzufassen. Am kräftigsten treten sie uns an S. Martensii entgegen (Fig. 2 und 3). Pfeffers Abbildung einer keimenden großen Spore ohne diese Gebilde auf Tafel I, Fig. 16 ist unrichtig (siehe dagegen Fig. 2). Diese Rhizoidhöcker werden auch hier ziemlich früh, kurz vor dem Aufspringen der Spore, angelegt und vergrößern sich während der Keimung. Das Auswachsen ihrer oberflächlichen Zellen zu Rhizoiden schreitet von der Mitte nach den Seiten fort, wobei auch wohl nahe an Archegonien, die einem solchen Höcker angrenzen, Rhizoide aufstreben können, ohne daß Archegonienzellen zu solchen Gebilden auswachsen. Monströse Archegonien, wie sie Pfeffer auf Tafel V in Fig. 5 (auch Mettenius und Hofmeister) abbildete, fand ich nicht, ferner auch nicht, daß beliebige Zellen des Prothalliums außerhalb des Areals dieser Höcker Rhizoide erzeugen, wie dies Pfeffer[1]) angibt und abbildet.

Bei den Prothallien von S. Kraussiana und Poulteri treten diese Höcker weniger deutlich und ungleich gut hervor. Am besten werden sie erkannt, wenn man das Prothallium aus der Spore auslöst, seinen Scheitel durch einen Querschnitt abtrennt und ihn mit Safraninlösung tingiert, wodurch unsere drei Höcker mit ihren Rhizoiden oder auch ohne diese (wie auch die Archegonien) durch rote Färbung gut erkennbar werden (Fig. 1 und 2).

Bei diesen dünnschaligen großen Sporen dürfte die Aufgabe der drei Höcker, die stets in den Winkeln der geöffneten Sporenklappen angetroffen werden, weniger darin bestehen, die Schale zu sprengen, als vielmehr darin, die aufgerissenen Schalen zum Schutz der Archegonien auch dann noch aufgesperrt zu erhalten, wenn das Substrat trocken wird und das Prothallium schrumpft, sie dienen als Sperrhöcker. In jedem Fall sind es aber Rhizoidhöcker, welche dem Prothallium eine physiologische Verbindung mit dem Substrate ermöglichen, und ich nehme an, daß sie in mehr oder weniger ausgebildeter Form keiner Selaginella-Art fehlen.

Die Archegonien, deren Entwicklungsverlauf hinreichend bekannt ist, besitzen bei S. spinulosa[2]) einen dreischichtigen Hals, bei den hier in Frage kommenden Arten ist er nur zweischichtig, doch trifft man bei S. Kraussiana und Poulteri auch ausnahmsweise Archegonien mit dreistufigem Halse an. S. Martensii erzeugt nur wenig Archegonien (Fig. 2), die aber meist gute Befruchtung finden, so daß sich in einem

1) Pfeffer (3), pag. 32 u. Taf. V, Fig. 5.

2) Bruchmann (7), pag. 46.

Prothallium nicht selten mehrere Embryonen entwickeln. Die Prothallien von S. Kraussiana und Poulteri bringen eine reichere Anzahl von Archegonien hervor, und ein glücklicher Längsschnitt durch das Prothallium kann uns ihr ganzes Entwicklungsbild zeigen (s. Fig. $4a^1$ bis a^8). Doch scheint die Empfänglichkeit derselben sich nicht so günstig zu gestalten, wie die von S. Martensii. Ich fand eine Anzahl keimender Sporen unbefruchtet vor, und seltener wurden zwei Embryonen in derselben Spore entwickelt. Während sich der Hals des Archegoniums nach erfolgter Befruchtung bei S. spinulosa wieder schließt[1]), bleibt er bei den hier in Frage kommenden Arten geöffnet.

B. Vom Sporophyten.

Die Keimesentwicklung der Gattung Selaginella ist noch nicht hinreichend erforscht. Abgesehen von den wenig zutreffenden Angaben aus älteren Zeiten besitzen wir nur vom Jahre 1871 die ausführliche Abhandlung Pfeffers über die Entwicklung des Keimes von S. Martensii, zu welcher noch die von mir gebrachte abweichende Keimesgeschichte der S. spinulosa kommt. Hierdurch aber dürfte zunächst nur ein kaum genügender Anfang in der Erforschung der embryonalen Entwicklung unserer wichtigen Gattung gemacht sein.

Wie man aus der Darstellung Pfeffers ersieht, stellt die S. Martensii einen überaus klaren Entwicklungsgang in ihrem embryonalen Aufbau dar, der sicher nicht für die ganze Gattung gilt, aber doch vielleicht eine fundamentale Wichtigkeit für das Studium der Keimesgeschichte dieser Gattung hat. Als mir die Gelegenheit geboten wurde, eine Nachprüfung des Werdeganges dieser Art vorzunehmen, ergriff ich sie gern, weil ich gerade von S. Martensii vor allem eine klare Antwort auf die Frage erwartete, ob diese Embryonen echte Keimwurzeln erzeugen, wie Pfeffer ausführlich nachzuweisen versucht, oder Keimwurzelträger, wie ich nach meiner Untersuchung der Keimesentwicklung von S. spinulosa annehme. Da bekanntlich die älteren Pflanzen von S. Martensii recht starke Wurzelträger besitzen, welche, wie durch Treub[2]) erforscht, ein andauerndes Scheitelwachstum haben und als solche sich auch verzweigen, so war zu hoffen, daß diese Organe auch bereits am Embryo deutlicheres Gepräge erhielten als bei anderen Arten mit unscheinbaren Wurzelträgern. Um aber das Gesamtbild dieser embryonalen Entwicklung nicht zu stören, habe ich auch die ersten Stadien der Keimung, welche hier recht leicht verfolgt werden können, noch einmal kurz auf-

1) Bruchmann (7), pag. 48.
2) Treub (4), pag. 11 u. f.

geführt. Die Darlegung der Keimesgeschichte bestätigt zwar Pfeffers anfängliche Angaben darüber, weicht aber im weiteren von ihm ab.

Das reiche Sporenmaterial dieser Art erhielt ich aus dem botanischen Garten zu Frankfurt a. M. durch die Güte des Herrn Professor Dr. M. Möbius. Ein Teil dieser Sporen keimte auf Fließpapier schon nach etwa 6 Wochen, ein anderer auf Torf erst nach 12 Monaten.

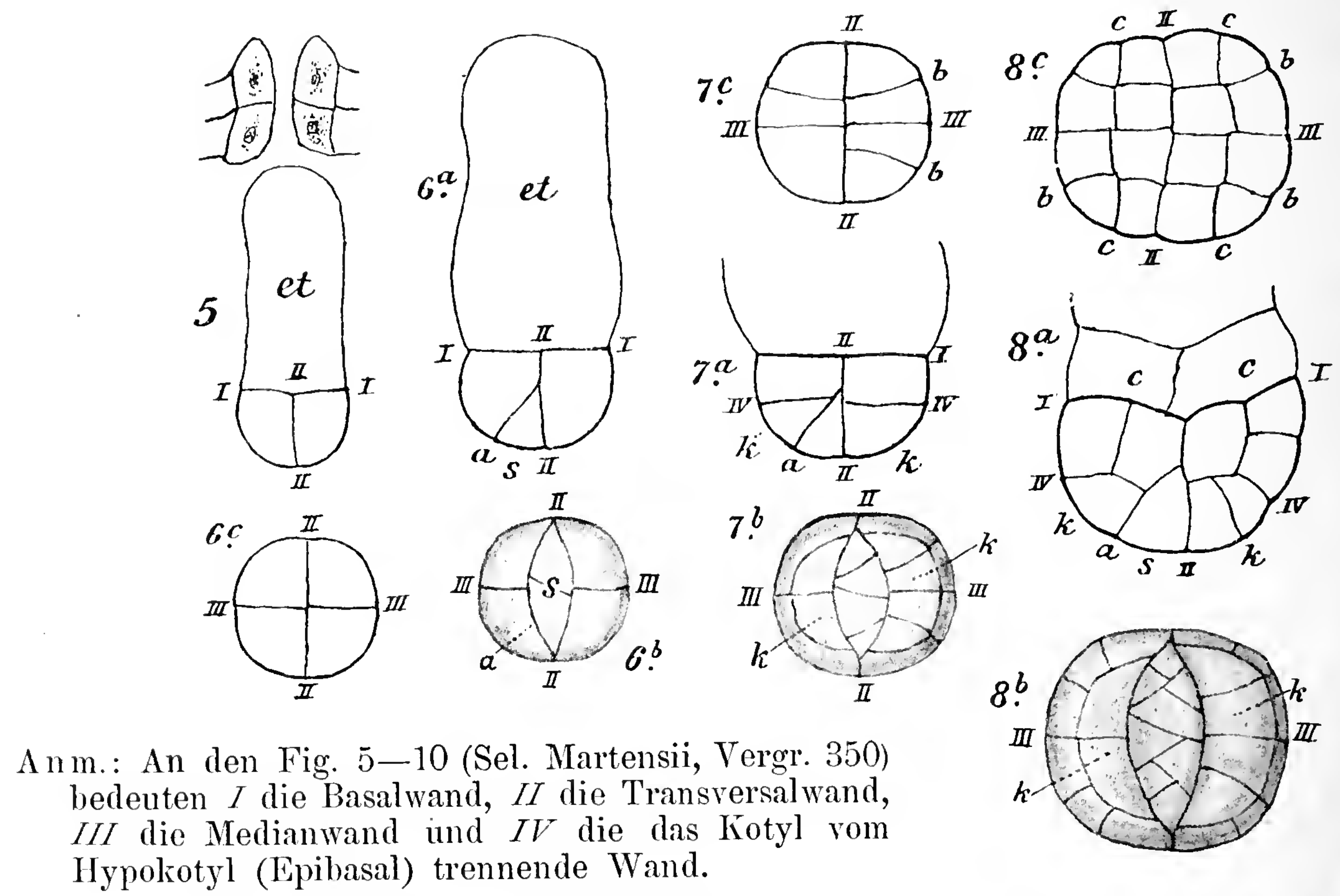
1. Die Keimesentwicklung von Selaginella Martensii.

Die befruchtete kugelige Eizelle erhält die erste Teilung durch die Basalwand senkrecht zur Achse des Archegoniums (Fig. 3, 4 und 5 Wand I), wie Hofmeister dies zuerst für die Selaginellen an S. denticulata (S. Kraussiana) richtig dargestellt und Pfeffer auch an S. Martensii bestätigt hat. Aus der oberen, dem Archegoniumhalse zugewendeten, der hypobasalen Embryohälfte, die eine ansehnliche Längsstreckung und Ausweitung erleidet, entsteht der charakteristische Embryoträger (in allen Figuren mit *et* bezeichnet), während die untere, die epibasale Hälfte des Embryos, zur Ausbildung der eigentlichen Keimpflanze geführt wird.

Hofmeisters weitere Angaben, die sich auf eine schwer zu enträtselnde Keimesentwicklung bezogen, sind durch Pfeffers Darstellung der klar erkennbaren Entwicklung der S. Martensii überholt worden. Hier wurde richtig erkannt, daß die zweite Teilungswand, die Transversalwand (Fig. 5, II), nahezu rechtwinklig, meist ein wenig schief der Wand I aufgesetzt wird und den eigentlichen Embryo in zwei Längshälften teilt, die man später als eine konvexe oder Fußhälfte (in den Zeichnungen die rechte) und eine konkave oder Gegenfußhälfte (die linke) unterscheiden kann. Von diesen beiden so gewonnenen kugelquadrantischen Zellen des Embryos erhält nun die linke, die Gegenfußhälfte, die dritte Teilungswand (Fig. 6*a* und *b*, Wand *a*), die vom Scheitel des Embryos aus schief die Teilungswand II unterhalb ihrer halben Höhe trifft. Diese hier charakteristische Wand bezeichnet Pfeffer mit III (welche Bezeichnung aber besser im Einklang mit denen bei anderen Farnembryonen für die Medianwand Anwendung findet). Sie trennt aus dem linken Quadranten im Verein mit der Transversalwand eine keilförmige Zelle ab, welche, wie auch von Pfeffer hervorgehoben wird und die weitere Entwicklung des Embryos klar erkennen läßt, die Mutterzelle des Sprosses ist, mittels deren der Sproß dem Hypokotyl aufgesetzt wird. Die Oberflächenansicht dieser wichtigen Zelle ist die eines sphärischen Zweiecks (Fig. 6*b*), in dieser Form bleibt sie auch in der weiteren Keimesentwicklung gut erkennbar und ermöglicht

immer eine schnelle Orientierung über den Embryo und die Lage seiner ersten Teilungswände (vgl. Fig. 6*b*, 7*b*, 8*b*, 9*b* und 10*b*).

Die nun folgende Teilungswand, die senkrecht zur Transversalwand den Embryo der Länge nach mit Ausnahme des vorher differenzierten Scheitelorgans teilt (Fig. 6*b* und *c*, Wand III), ist zweifellos in Übereinstimmung mit den übrigen Gefäßkryptogamen als Medianwand auf-



Anm.: An den Fig. 5—10 (Sel. Martensii, Vergr. 350) bedeuten *I* die Basalwand, *II* die Transversalwand, *III* die Medianwand und *IV* die das Kotyl vom Hypokotyl (Epibasal) trennende Wand.

Fig. 5. Junger Embryo im Archegonium während der Streckung des Embryoträgers *et*.

Fig. 6*a*. Junger Embryo mit Embryoträger (*et*), *a* die die Sproßmutterzelle *s* differenzierende Wand. Fig. 6*b*. Scheitelansicht mit erster Teilung in der Sproßmutterzelle.

Fig. 7. Junger Embryo: a) im Längsschnitt, b) in der Scheitelansicht und c) im Querschnitt. *k* Keimblätteranlage, *b* Teilungswände im Hypokotyl.

Fig. 8. Ein weiter entwickelter Embryo: a) im Längsschnitt, b) in der Scheitelansicht, c) im Querschnitt. *k* Keimblattanlage, *b* und *c* das Hypokotyl zerlegende Wände. (Die vier inneren Zellen dürften das zuerst differenzierte zentrale Plerom darstellen.)

zufassen, welche in dem unteren Teile des Embryos mit der Transversalwand das ihn durchschneidende Kreuz darstellt (Wand II und III in Fig. 6*c*, 7*c*, 8*c* und 9*c*). Eine vollständige Zerlegung des Embryos in Oktanten erzielt hier aber die Medianwand deswegen nicht, weil die vorher gesonderte Scheitelmutterzelle eigene, nicht mit den übrigen im Zusammenhang stehende Teilungen eingeht. Selten und nur zufällig ist ihre erste Wand in gleicher Richtung mit Wand III gestellt, in den meisten Fällen schief zu dieser (Fig. 6*b*). Auch ist zu bemerken, daß die weiteren Teilungswände in der Sproßmutterzelle, von oben ge-

sehen, unregelmäßige schiefe Richtungen zur Transversalwand zeigen (Fig. 7*b*, 8*b*, 9*b*, 10*b*).

Die nun folgende Teilung erleidet der Embryo parallel zur Basalwand durch die das epibasale Glied abtrennende Wand IV (Fig. 7*a*), wodurch denn auch die beiden Keimblätter zu beiden Seiten der keilförmigen Sproßmutterzelle scheitelwärts differenziert sind, und somit der Embryo seine erste Entwicklungsstufe, die auf die Oktantenbildung und die Anlage der Sproßorgane führte, erreicht hat.

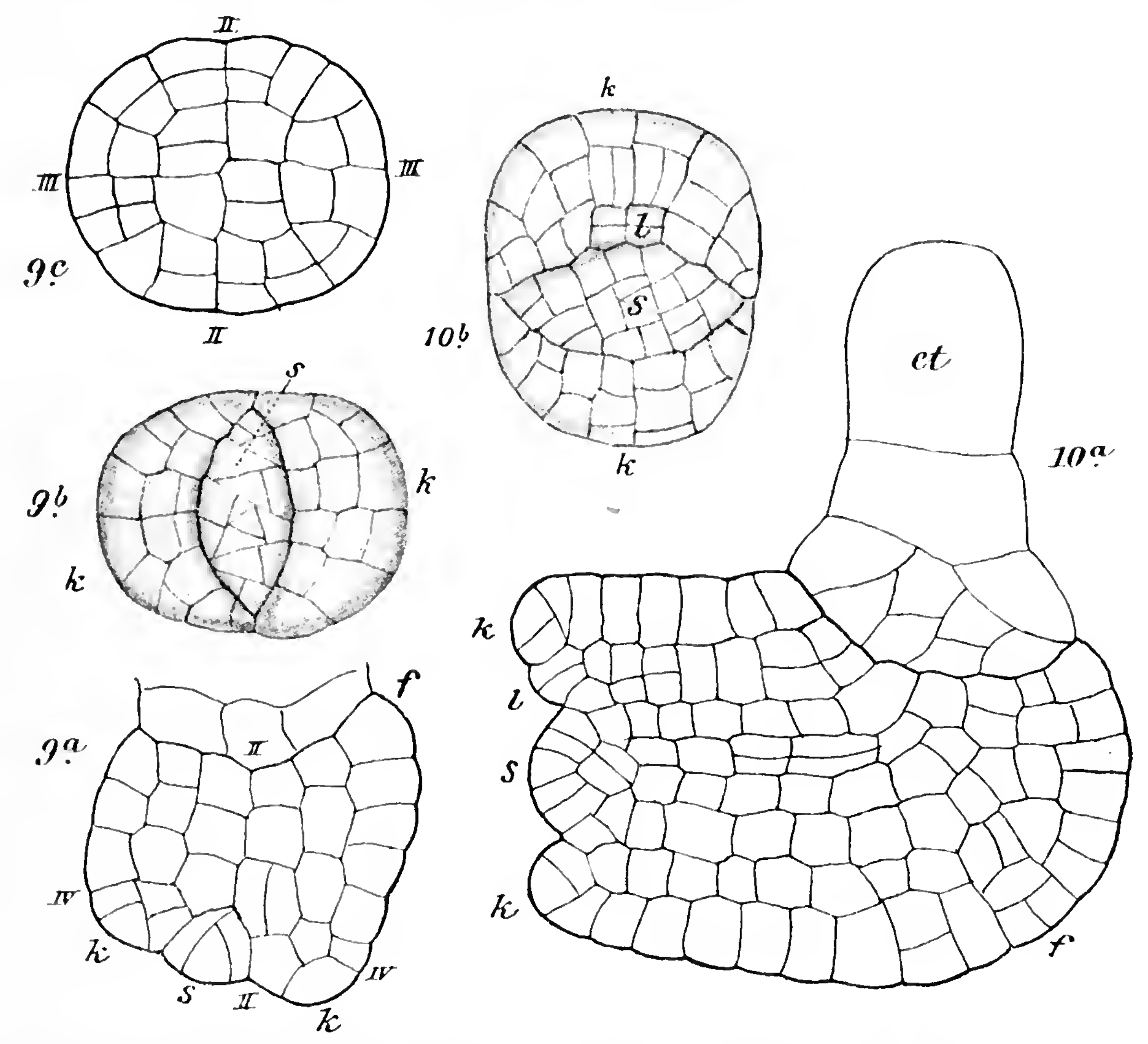


Fig. 9. Junger Embryo: a) im Längsschnitt, b) in der Scheitelansicht, c) im Querschnitt, der die Ausweitungsweise der Rinde zeigt. *f* Umlege- und Fußseite.

Fig. 10. Junger Embryo: a) im Medianschnitt, b) in seiner Scheitelansicht. *s* Sproßscheitel, *k* Keimblattanlagen, *l* Ligula, *ct* Embryoträger, *f* die Fußseite, durch welche die Keimachse fast um einen Winkel von 90° zur Achse des Embryoträgers (der ursprünglichen Keimachse) umgelegt ist.

In den meisten Fällen macht sich diese Teilungswand IV in den beiden Oktanten der rechten Hälfte, der späteren Fußseite, zuerst bemerkbar, und die ihnen abgetrennten Scheitelstücke des Keimes beschränken sich, wie bei anderen Farngattungen, auf die Entwicklung des ersten Keimblattes. Dagegen haben die dem linken Quadranten scheitelwärts abgeschnittenen Segmente, nämlich zuerst das durch Wand *a* abgetrennte mittlere, dann das durch Wand IV abgeteilte seitliche, den Stammscheitel und das zweite Keimblatt auszubilden.

Von Vouck[1]) und anderen Autoren ist in der Deutung der Figuren nach Pfeffers Darstellung schon die mit „III" bezeichnete Wand (in Fig. 6—8, Wand *a*) in dem linken Qnadranten unseres Embryos als die gleichzeitig die keilförmige Stammutterzelle und das epibasale Glied abtrennende aufgefaßt worden. Darnach müßte dann das zweite Keimblatt aus dem epibasalen Gliede dieser Seite hervorgehen, was jeglicher Analogie bei den Gefäßkryptogamen entbehrt. Erst die in dieser Embryohälfte meist etwas später auftretende Zellwand (Wand IV in Fig. 7*a*) trennt, wie schon hervorgehoben, das epibasale Glied ab und differenziert scheitelwärts aus dem Flankenstück der Kappe des zweiten Quadranten zu dem schon abgesonderten Stammscheitel das zweite Keimblatt. Das epibasale Glied erzeugt auch bei den Selaginellen kein Keimblatt, sondern der ihm aufsitzende Kugelabschnitt des Embryos differenziert, wie bei anderen Farngattungen, die Keimblätter und den Sproßscheitel, und zwar aus einem Quadranten das erste Keimblatt und aus dem andern den Stammscheitel und das zweite Keimblatt. Während nun aber bei den Farnen in dem zweiten Quadranten die letzteren Organe durch den Oktantenschnitt nebeneinander gestellt sind, wird hier schon in diesem Quadranten vor dessen Zerlegung in Oktanten der Stammscheitel nach der Keimmitte der Transversalwand zu abgetrennt, und das zweite Keimblatt entsteht aus dem peripherischen Teile dieses Quadranten, es wird dem Scheitel flankiert. Somit treten der Stammscheitel als auch die beiden ersten Blattanlagen in gleichen Teilen zu beiden Seiten der Mediane auf (siehe z. B. 6*b*, 7*b*, 8*b*), was gewiß für den Stammscheitel eine auf höherer Stufe stehende Differenzierungsweise vorstellt als die bei den übrigen Farngattungen.

Die hypobasale Hälfte der Eizelle, aus welcher sich bei den Farnen Fuß und Wurzel, also wichtige Organe von physiologischer Bedeutung für die Keimpflanze, bilden, wächst bei den Selaginellen, wie bekannt, zu dem charakteristischen von Mettenius mit Embryoträger bezeichneten Organe aus, welches von Hofmeister auch Träger oder Vorkeim genannt worden ist und von anderen auch als Aufhängefaden (Suspensor) angeführt wird. Man erfaßt die Aufgabe dieses Organs nicht richtig, wollte man sie nur darin erblicken, daß sein ergiebiges Längenwachstum den eigentlichen Embryo tiefer in das Nährgewebe des Prothalliums zu führen hat. Schon der Umstand, daß der stets sehr zartwandige Embryoträger sich ohne Schwierigkeiten in dem Zell-

1) Vouck, Die Entwicklung des Embryos von Asplenium Shepherdi Sp. Sitzungsberichte der k. Akad. d. Wiss., Bd. LXXVI, Abt. I, Jahrg. 1877, pag. 308.

gewebe des Prothalliums strecken und weiten, es also mit Fermenten auflösen kann, lehrt ihn uns als ein erstes Saugorgan und als Ernährer des Embryos erkennen. Sein Inhalt ist hyalin, der des dem Embryo angrenzenden Prothalliumgewebes ist auch wasserhell und in Lösung begriffen, so daß der Embryo immer locker im Prothallium liegt. Später wird die physiologische Tätigkeit des Embryoträgers von einem zweiten Haustorium des Embryos, dem Fuße, aufs ergiebigste unterstützt, ja überholt. Hält man aber an der ernährenden Aufgabe des Embryoträgers fest, so sind doch auch zwischen den hypobasalen Hälften der Selaginellen, der Moose und Farne analoge Beziehungen gefunden.

Der zartwandige Embryoträger, der hier verhältnismäßig kurz, aber stark ausgeweitet ist, übertrifft anfangs den eigentlichen Embryo an Volumen (Fig. 5 und 6*a*). Er erleidet nur wenige und regellose Teilungen, die namentlich seinem dem eigentlichen Embryo angrenzenden Teile zufallen. Seine obere Region wird seltener geteilt (Fig. 10*a*, 14*a*, 15 und 16).

Der Embryo zeigt schon in der Zeit seiner jugendlichen Entwicklung im Querschnitt eine Ellipse, deren größerer Durchmesser die Medianwand (Wand III), deren kleinerer die Transversalwand (Wand II) ausmacht. Der Schnittpunkt beider ist ein Punkt der Schnittlinie, die als embryonale Achse gelten kann. Während die Medianebene, in welcher alle meine Längsschnittzeichnungen aufgenommen sind, den Embryo in zwei gleiche Teile zerlegt, schneidet ihn die Transversale in zwei unsymmetrische, in einen sich reger teilenden und später den Fuß entwickelnden (die Fußseite) und einen sich träger entwickelnden (die Gegenfußseite).

Schon die Teilungsfolge der ersten Wände kann bei unserem Embryo zuweilen Verschiedenheiten bringen, und auch die weitere Aufeinanderfolge der Teilungen auf der zweiten Entwicklungsstufe zeigt mannigfache Abwechslung. Das epibasale Glied des Embryos, welches sich, wie wir erfahren haben, durch die Wand IV, die „Blattwand" Pfeffers, sonderte, beansprucht zunächst unsere Aufmerksamkeit. Es beginnt nach seiner Sonderung sogleich ein regeres Wachstum als die übrigen Organe des Embryos. Nach seiner Kreuzteilung durch die Median- und die Transversalwand treten in den Abschnitten dieser parallele Wände auf, meist zuerst der Medianwand parallel die Wände *b* (Fig. 7*c*), welche sich auch auf die Blattzellen fortsetzen (vgl. Fig. 7*b*), dann zu diesen rechtwinklig die Wände *c* (Fig. 8*c*). Durch diese Teilungen wird die erste Sonderung des zentralen Pleroms und der Rinde vorgenommen. Die so gewonnenen vier inneren, im Querschnitt quadra-

tischen Zellen darf man mit Pfeffer als die Mutterzellen des achsilen Stranggewebes auffassen und die sie umgebenden zwölf (nach Pfeffer acht) peripherischen Zellen sind die Rindenelemente. Nach seiner Ausweitung und Streckung erhält unser Hypokotyl dann auch quere, zur Basalwand parallele Teilungen, welche in ihrer unregelmäßigen Folge eines eingehenden Studiums nicht benötigen. Nur anfangs wächst das epibasale Glied zu beiden Seiten der Transversalwand ziemlich gleichmäßig. Früh schon wird durch eine lebhafte Vermehrung und Ausweitung namentlich der peripherischen Zellen der rechten Seite, die der Basalwand angrenzen, allmählich eine Umlegung des Embryos, eine zu der Richtung des Embryoträgers stumpf- (Fig. 9*a*), weiter recht- (Fig. 10*a*) und später spitzwinklige Lage erzielt. Gingen diese Zellenwucherungen gleichmäßig am halben Umkreise der Basalwand vor sich, so würden bei dem Hinüberdrücken des Embryos auf die Seite die Mediane seiner Sproßorgane stets in einer Krümmungsebene beharren (wie dies die Fig. 10*a*, 15 und 16 darstellen), was aber nicht häufig vorkommt. Die vielfache Abweichung hiervon, also die verschiedene Lage der Organe des Embryos zur Krümmungsebene, liegt an der unregelmäßigen Ausdehnung in dem späteren Verlaufe der Entwicklung des Fußes. Das durch sein gesteigertes Wachstum hervortretende Gewebe, welches die erste Ursache zur Umlegung der embryonalen Achse wird, darf noch nicht als differenziertes Fußgewebe gelten, da es später noch in der Nähe des Embryoträgers an den der Basalwand angrenzenden Partien zur Bildung von drei weiteren Organen des Embryos gebraucht werden kann. Auch bei S. spinulosa geht eine Umlegung des Embryos ohne Fußbildung vor sich. Erst der aus diesem umliegenden Gewebe hervortreibende großzellige Gewebekörper dürfte als das eigentliche Saugorgan anzusehen sein (Fig. 14 und 16*f*).

Nach der Differenzierung des Prokambiums in dem epibasalen Gliede unseres Embryos erleidet dasselbe bei seinen Quer- und Längsteilungen hauptsächlich eine Ausdehnung in die Länge. Seine Basis, die auf der Mitte der Basalwand zu suchen ist, würde bei anderen Farngattungen auf das Prokambium des hypobasalen Wurzelorgans fortgesetzt werden, muß hier aber, am Embryoträger abschließend, blind verlaufen. Die Schlußzellen des Stranggewebes erhalten, wie Rindenzellen, parenchymatischen Charakter (vgl. Fig. 10*a*, 14*a*, 15 u. 16).

Die Zunahme am Durchmesser verdankt der Embryo seiner Rindenschicht, die in lebhafte Ausweitung und Teilung aus einer Lage von Zellen (Fig. 8*a* und 8*c*) auf solche von zwei und mehr Lagen

(Fig. 9*a*, 9*c*, 10*a*) führt und, wie wir schon sahen, an der Fußseite die ergiebigste Vermehrung gewann.

Die das epibasale Glied krönenden drei Organanlagen des Embryos, welche sich aus der Kugelkappe der epibasalen Hälfte sonderten, erfahren zunächst noch wenig Förderung in der Entwicklung. Die durch die Wand *a* an die Scheitelmitte abgeteilte keimförmige Mutterzelle des Sproßscheitels wölbt sich nach einer Anzahl Teilungen ein wenig hervor. Sie erscheint mit ihren Tochterzellen, von oben gesehen, in der charakteristischen Kugelgewebsform, als eine hervorgepreßte wulstige Zunge zwischen den zwei wulstige Lippen darstellenden Keimblättern (Fig. 7*b*, 8*b*, 9*b*, 10*b*). Der sehr früh vor den übrigen Organen abgesonderte Stammscheitel scheint auch nach seinem Inhalte und nach seiner Teilungsweise gesondert zu sein. Der Inhalt der Stammutterzelle zeigt dichteres Bildungsplasma als die übrigen Teile, worin ihre zarten Zellwände sehr schwer erkennbar werden.

Pfeffer faßt dieses frühzeitig zwischen dem ersten Blattpaare des Embryos für die Sproßachse reservierte Scheitelstück als eine zweischneidige Scheitelzelle der embryonalen Achse auf. Wenn nun auch die äußere Form dieser Zelle einer später an den Vegetationspunkten dieser Pflanze anzutreffenden zweischneidigen Scheitelzelle entspricht, so ist sie doch einer solchen nicht homolog und teilt sich auch nicht wie diese. Eine zweischneidige Scheitelzelle dürfte bei keinem Embryo dieser Gattung vorkommen, da er radiär und nicht dorsiventral organisiert wird und letztere sekundär erworbene Eigenschaft uns erst die Keimpflanze erkennen läßt. Diese in Frage stehende Zelle ist weiter nichts als die embryonale Ursprungs- oder Mutterzelle des Stammes oder Sprosses, auf welche man bei dieser Art die Sproßanlage zurückführen kann. Nach Pfeffers Angaben soll nun die Zerlegung dieser Zelle so stattfinden, daß sich auf ihrer Mitte durch zwei antikline Teilungen eine vierseitige keilförmige Scheitelzelle bildet, deren Segmente aber nicht spiralig, sondern decussiert einander folgen. Nur in einem Falle sei sie dreiseitig erschienen. Nach wenig Segmenten aber schon werde durch eine gesetzmäßige geometrische Teilung (vgl. Fig. 2*b* auf Taf. 4) der vierseitigen Scheitelzelle noch eine zweite derartige gewonnen und dadurch die Dichotomierung eingeleitet. Diese beiden vierseitigen Scheitelzellen rückten dann nach den Seiten des Vegetationspunktes und bildeten in divergenter Wachstumsrichtung die beiden Gabeläste hervor. Ich bin aber aus dem Studium der Wachstumsvorgänge dieser Sproßmutterzelle zu anderer Auffassung gekommen und vermag hier keine solche gesetzmäßige Zellteilungsfolge zu erkennen.

Die ersten Teilungswände in der Sproßmutterzelle sind verschieden und zwar meist schief zu den Seitenwänden dieser Zelle gerichtet (vgl. Fig. 6*b*, 7*b*, 8*b*, 9*b* und 10*b*), auch hier stehen sie nicht im Einklange mit den benachbarten gleichzeitigen Teilungen in anderen Partien des Embryos. Sie drücken zunächst eine indifferente Aufteilung der Sproßmutterzelle aus, wobei dieses Organ durch seine von der Umgebung abweichende Wachstumsweise auf die Scheitelmitte rückt, zwischen den beiden Blatthöckern hervortritt und durch die beiden Blattbasen abgegrenzt erscheint. Bei diesem Hervorstreben teilt sich die Mitte dieses Organs gern zu einer dreiseitigen pyramidenförmigen Scheitelzelle auf (Fig. 11), doch kann diese zuweilen auch zuerst vierseitig-keilförmig sein (Fig. 10*b*), dürfte sich dann aber noch zu einer dreiseitigen umbilden. Ich vermute aber, daß dieser Sproßvegetationspunkt, auch ohne es zur Entwicklung einer ausgesprochenen Scheitelzelle gebracht zu haben, zuweilen die Gabelung einleitet.

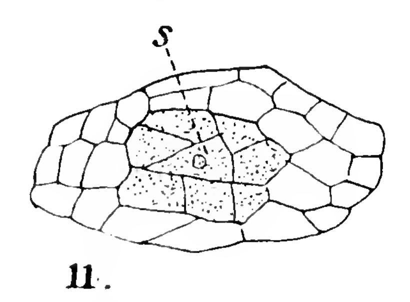


Fig. 11. Sel. Martensii. Scheitelansicht eines Embryos mit dreiseitiger Scheitelzelle *s*. Vergr. 550.

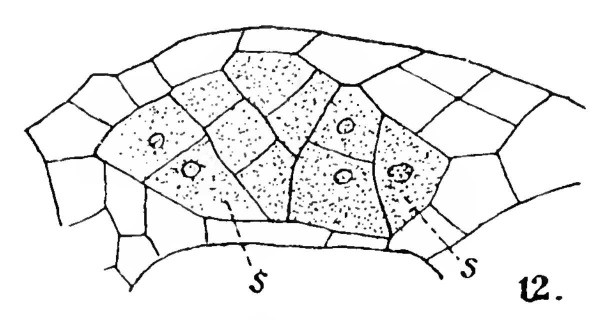


Fig. 12. Sel. Martensii. Scheitelansicht eines eben dichotomierten Embryos. *s s* die Segmente, welche die Scheitelzellen der Gabeläste abgeben dürften. Vergr. 550.

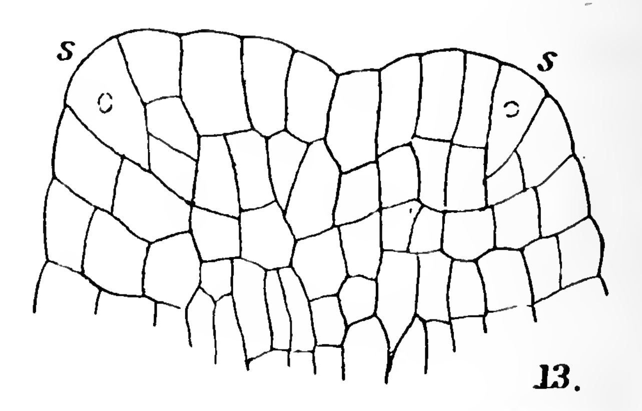


Fig. 13. Sel. Martensii. Längsschnitt durch eine junge Dichotomieanlage. *s* die neuen Scheitelzellen der Gabeläste. Vergr. 550.

Schon sehr bald nach der Aufteilung der Sproßmutterzelle und nach wenigen Teilungen in einer nur vorübergehend gebildeten Scheitelzelle unmittelbar über der Basis der ersten beiden Blätter schreitet dieser Vegetationspunkt zur ersten Verzweigung, welche stets eine echte Gabelung ist und immer kreuzständig zur Kotyledonarebene auftritt. Sie wird vor dem Hervorbrechen des Embryos aus dem Prothallium erledigt und beginnt etwa bei einer Entwicklungshöhe seines Sproßteils, wie sie die Fig. 15 darstellt. Die Dichotomierung geht hier, wie ich finde, derartig vor sich, daß der Vegetationspunkt der Scheitelmitte aufgegeben wird, die vorhandene Scheitelzelle indifferente Auf-

teilung erfährt, darauf zu beiden Seiten der Scheitelmitte neue (dreiseitige) Scheitelzellen entstehen (Fig. 12) und zwei gleiche Höcker in divergenter Richtung auftreiben (Fig. 13*s*), welche zunächst mit einer dreiseitigen Scheitelzelle wachsen, welche dann zu einer zweiseitigen umgebildet wird.

Nach den Angaben Pfeffers sind alle Verzweigungen dieser Pflanze dichotomisch, dem aber tritt Treub entgegen und stellt sie als monopodial hin. Die erste Verzweigung des Embryos jedoch muß als eine echt dichotomische gelten, obgleich die dabei entstehenden Zweige an der Keimpflanze, wie später gezeigt werden wird, ungleiche Ausbildung erfahren.

Die beiden Keimblätter entstehen, wie wir sahen, aus ungleichen Teilen der Embryokappe: das der Fußseite aus der einen ganzen Quadrantenkappe, das der Gegenfußseite nur aus dem bescheidenen peripherischen Anteile des andern Quadranten, dem zuvor die Stammmutterzelle an der inneren Seite abgetrennt wurde. Die Zellen beider Blattanlagen zerlegen sich bald in mehrere Segmente, dies geschieht zuerst an der Keimblattanlage der Fußseite (Fig. 7 *b*), darauf beginnt das Randwachstum in derselben Weise, wie wir es von den anderen Blättern kennen. Es wölben sich so gleichzeitig mit dem Scheitelwulste die Wülste der beiden Keimblätter hervor und übertreffen den ersteren bald. Anfangs ist die Keimblattanlage der Fußseite die größere, doch wird sie bald von der anderen eingeholt, ja übertroffen, von diesem Keimblatt wird an dem Grunde seiner Innenseite auch zuerst eine Ligula angelegt (*l* in Fig. 10 *a* u. *b*). Die Ligula entsteht aber hier nicht, wie Pfeffer angibt, aus einer einfachen, sondern aus einer doppelten zu beiden Seiten der Blattmediane liegenden Reihe von Zellen, welche sich durch ihre Hervorwölbung als die Ligularanlage kundgeben (*l* in Fig. 10 *b*).

Damit beenden wir unsere Ausführungen über die zweite Entwicklungsstufe des Embryos, in welcher neben Sproß und Keimblattausbau vor allem das Hypokotyl energisch ausgebildet und an seinem Grunde die Umlegung des Embryos angebahnt wurde. Durch diese Umlegung wird die erste Basis der Keimachse und Nährmutter, der Embryoträger, allmählich zur Seite gelegt und ausgeschaltet und dem Embryo Areal für eine neue Nährbasis, nämlich für das Saugorgan, den Fuß, geschaffen.

In seiner weiteren Entwicklung soll der Embryo nach Pfeffer eine endogen angelegte Seitenwurzel hervorbringen, deren Bildung mit der Abtrennung einer Kappenschicht aus oberflächlichen Zellen zwischen

Fuß und Embryoträger eingeleitet werde, dann finde der Anschluß dieser Stelle durch einen zum achsilen Strange des Embryos führenden Verbindungsstrang statt, worauf endlich eine der Kappe angrenzende Zelle die Mutterzelle des Wurzelkörpers werde, was durch Abbildungen erläutert wird.

Wie ich schon an anderen Stellen hervorgehoben habe [1]), erzeugt der Embryo der Selaginellen keine echte Wurzel, sondern zunächst Wurzelträger in allerdings ganz einfacher Form, also Keimwurzelträger, in welchen dann die ersten Wurzeln endogen entstehen. Auch bei dem Embryo unserer Sel. Martensii ist dies der Fall und kommt auch recht klar zum Ausdruck.

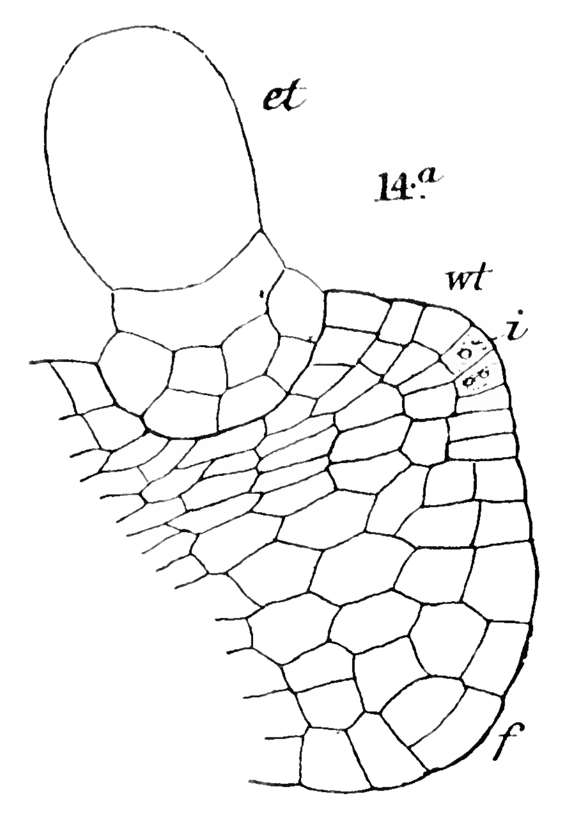


Fig. 14 *a*. Sel. Martensii. Teil eines Längsschnittes von einem Embryo, an dem eben die Anlage des ersten Keimwurzelträgers (*wt*) stattfand. Vergr. 225.

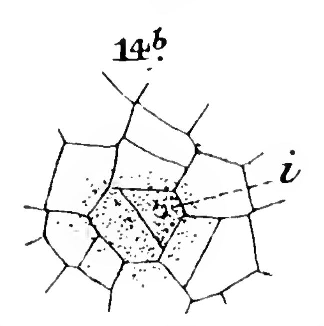


Fig. 14 *b*. Sel. Martensii. Scheitelansicht dieser Anlage. *i* Initiale. Vergr. 340.

Nach dem durch Fig. 10 *a* dargestellten Entwicklungsstadium macht sich meist die erste Anlage des Keimwurzelträgers bemerkbar, in einigen Fällen auch später; ja zuweilen fand ich erst zu einer Zeit, wo Fuß und Hypokotyl eine ansehnliche Größe erreicht hatten und die beiden Keimblätter den Scheitel vollständig umschlossen hielten, nur die Anlage des ersten Keimwurzelträgers vor.

Einige peripherische Zellen des den Embryo umlegenden Gewebes hinter dem Embryoträger und nahe diesem erhalten auf einmal ein dichteres Plasma als die der Umgebung, und eine von ihnen von prismatischer Form wird die Initiale des Wurzelträgers, die als solche basale und laterale Segmente abteilt (*i* in Fig. 14 *a* u. *b*). Gleichzeitig wird, durch ein Zerlegen der zwischen unserer exogenen Anlage und dem achsilen Gewebe des Sproßteiles nahe dem Embryoträger liegenden inneren Zellen in schmale langgestreckte, ein prokambiales Anschlußgewebe geschaffen (Fig. 14 *a*), und darauf schiebt sich diese junge, haubenlose Anlage durch ein interkalares Strecken ihrer Zellen hervor. Sie liegt meist nicht genau in der Krümmungsebene des Embryos.

1) Bruchmann (7), pag. 36; ferner (12), pag. 151.

Nach Treub[1]) werden an älteren Pflanzen unserer Art die Wurzelträger bei ihrer Anlage zuerst durch eine vierseitige pyramidale Scheitelzelle auf etwa 1 mm Höhe geführt, darauf übernimmt eine Terminalzelle in Gestalt eines vierseitigen Prismas ein andauerndes Scheitelwachstum, wodurch ein kräftiger, zuweilen über 10 cm langer, auch sich mehrmals verzweigender Träger aufgebaut wird. Mit solchen starken Gebilden der älteren Pflanzen verglichen sind die entsprechenden Erstlinge des Embryos klein und haben einen abgekürzten Entwicklungsgang, was ja nicht befremden darf. Ein langer Keimwurzelträger erscheint physiologisch deswegen überflüssig, da das zu erreichende Erdreich, in welches die von ihm zu erzeugende Wurzel zu führen ist, der keimenden Spore unmittelbar angrenzt. Daher hat er nur eine vereinfachte Entwicklungsweise, die auch in kurzer Zeit vollendet wird, aber immer durch die exogene Entstehung und den haubenlosen Vegetationspunkt ihr charakteristisches Gepräge erhält.

Fig. 15 zeigt im medianen Längsschnitt einen Embryo, der bei einem noch wenig entwickelten Hypokotyl doch schon einen recht hervortretenden Wurzelträger besaß, letzterer war also verhältnismäßig frühzeitig zur Anlage gelangt. Als Gegenstücke hierzu fand ich Embryonen, deren Sproßpol schon sehr weit entwickelt war und das Prothallium eben durchbrach, während an dem entgegengesetzten Teile erst die Anlage des Keimwurzelträgers begann. Fig. 16 stellt eine häufig vorkommende Form von Embryonen in der Durchbruchsreife dar. Der Wurzelträger hat fast seine größte Ausdehnung erhalten, ist aber noch nicht zur Anlage der Wurzel geschritten. Wie schon die Vergleichung der Figuren 14*a*, 15 und 16 lehrt, ist seine geringe Länge hauptsächlich durch das interkalare Wachstum, weniger durch die Tätigkeit seiner Initiale, erreicht worden.

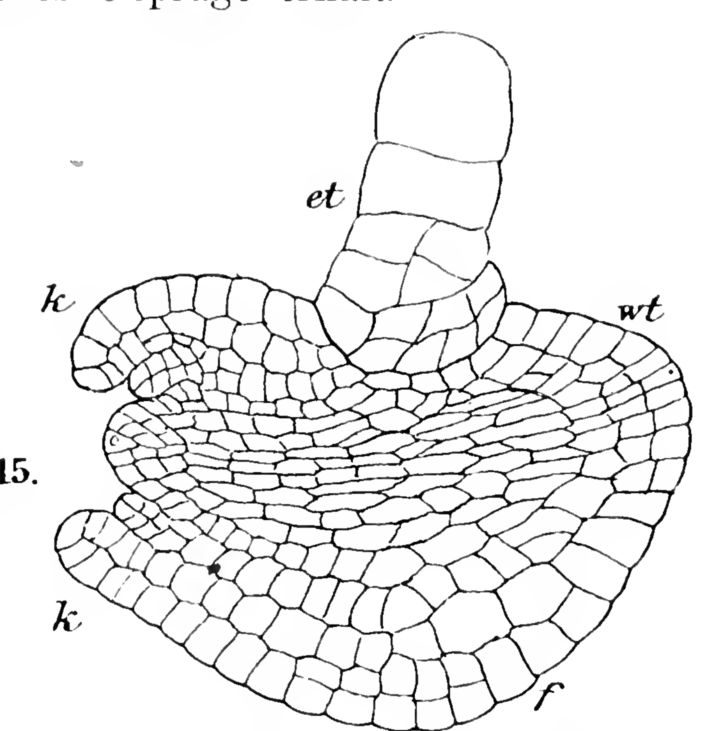


Fig. 15. Sel. Martensii. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo, dessen erster Wurzelträger (*wt*) frühzeitig gut entwickelt wurde. Vergr. 225.

Dieses wurzelerzeugende Organ unseres Keimes, sowie auch sein Fuß sind, wie wir wissen, den entsprechenden Organen der Farne im engeren Sinne nicht homolog. Bei letzteren werden sie mit der

1) Treub (4), pag. 4 u. f.

Achse zugleich schon durch die Verteilung der Eizelle angelegt, sind also primäre Organe des Embryos. Da nun bei den Selaginellen der entsprechende Teil der Eizelle zum Embryoträger auswächst, so werden hier diese Nährorgane sekundär als seitlich entstehende Organe aus dem Grunde des Hypokotyls gewonnen.

Der Fuß hat bei der Durchbruchsreife des Embryos (Fig. 16) meist noch nicht seine größte Ausdehnung erreicht; erst wenn er die ganze Spore erfüllt, ist seine Funktion beendet und dann somit das Saugorgan des Embryos verbraucht. Auf das erste derartige Organ, den Embryoträger, wurde der Embryo mit breiter Basis durch die

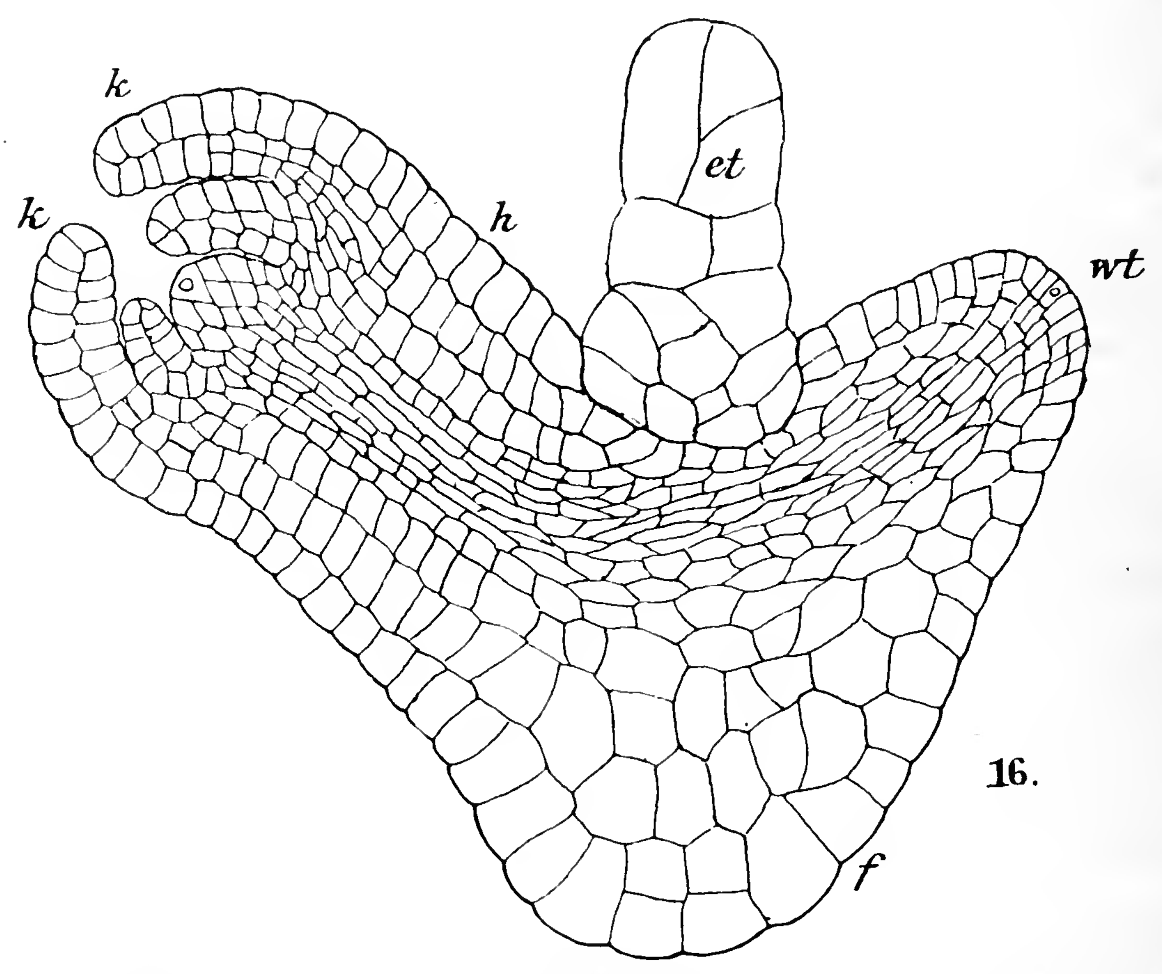


Fig. 16. Sel. Martensii. Ein zum Hervorbrechen aus der Spore reifer Embryo im medianen Längsschnitt. *f* Fuß, *h* Hypokotyl, *wt* Wurzelträger, *et* Embryoträger, *k* Keimblatt mit Ligula. Vergr. 225.

Wand I gestellt (Fig. 5, 6a), welche im Laufe der Entwicklung sich noch sehr vergrößerte (vgl. 8a, 9*a* und 10*a*); und nur ganz allmählich krümmt er sich und erhält das Fußorgan zur Grundlage, welches den Embryoträger allmählich zur Seite führt. Aber erst, wenn das dritte Nährorgan (Wurzelträger mit Wurzel) Anlage und Anschluß findet, scheint die Funktion des Embryoträgers bei dieser Art zu erlöschen.

An der Basis des Blattquadranten begann, wie wir wissen, durch eine regere Ausweitung und Teilung von peripherischen Zellen die Krümmung des Embryos (Fig. 8*a*), und sie wurde auch in gleicher Weise fortgesetzt (Fig. 9*a* u. 10*a*), so daß durch solche einseitige Wucherung

außer der Umlegung des Embryos an solcher Ausweitung Raum für die beiden Nährorgane, Fuß und Wurzelträger, gewonnen wurde. Der Fuß entsteht nun durch weitere Ausdehnung und Teilung, meist nur durch ansehnliche Größenzunahme der die Krümmung ausführenden Zellreihen, wodurch nach dem Grunde der Spore zu ein Höcker ausgetrieben wird (vergl. Fig. 15 und 16). Sein Bau ist also sehr einfach; ob aber auch seine physiologische Funktion, welche wohl mit Hilfe stofflösender Fermente vor sich gehen wird?

Das Hypokotyl oder das Epibasal unseres Selaginellen-Embryos ist bei seiner Durchbruchsreife als ein Stengelglied zwischen Stammknospe und Stammgrund (*h* in Fig. 16) ein ansehnlicher Körperteil geworden. Es läßt sich dies, wie wir wissen, leicht auf das durch die Teilungswände I und IV begrenzte Gebiet des Embryos zurückführen, welches anfangs beim ersten Abgliedern nur eine Zellstufe von vier Zellen ausmachte (Fig. 7 *a*, 7 *c*), dann nach weiterer Zerlegung und einer frühen Absonderung des zentralen Pleroms ein reges Wachstum in Weite und Länge ausführte. Die Ausweitung geschah hauptsächlich durch die Rinde, welche von einer peripherischen Zellschicht aus (Fig. 8 *c*) durch fleißige tangentiale und radiale Teilung mächtig ausgeweitet wurde und es bis auf 5 konzentrische das Plerom einschließende Zellschichten bringen konnte (vgl. Fig. 9 *c*, 10 *a*, 15 u. 16). In der Längsrichtung ist das Hypokotyl (Epibasal) der einen, der Gegenfußseite, vom Kotyledon bis zum Embryoträger ungestört geblieben, dagegen an der konvexen, der Fußseite, treiben noch an seiner Basis Fuß und erste Wurzelträger heraus (Fig. 16). Die unterschiedliche Wachstumsweise von Plerom und Periblem läßt die Grenze beider Gewebe im Laufe der Entwicklung meist gut erkennen (vgl. Fig. 41).

Von den Keimblättern hatte bei ihrer Anlage das der Fußseite das ganze Stück der Kugelkappe eines Quadranten dieser Seite erhalten, während ein gleiches Zellstück der Gegenfußseite zur Begründung des Sproßscheitels und des zweiten Keimblattes Verwendung fand. Bei der Entwicklung dieser beiden ersten Blätter aber überholt das aus kleinerer Anlage entstammende nach und nach das der Fußseite, entwickelt auch zuerst eine Ligula (Fig. 10 *a*, 15 u. 16) und überwächst auch die Stammknospe zuerst. Weil die Fußseite auch noch durch andere Organe (Fuß und Wurzelträger) in Anspruch genommen ist, wird das Keimblatt dieser Seite etwas zurückgehalten.

Der Sproßscheitel des durchbruchreifen Embryos erscheint nur wenig gefördert. Er, der mit den zwei ersten Blättern auf gleiche Basis gestellt wurde, hat nur einen sympodialen Aufbau von etwa drei

Zellschichten Höhe erhalten und darauf seine Gabelzweige gestellt, deren Scheitel meist beim Durchbruch des Embryos dreiseitige Scheitelzellen besitzen, die darauf bei dem einen Aste früher als bei dem andern in zweiseitige übergehen können.

Die Richtung der Organe des Embryos innerhalb des Prothalliums ist nicht der Schwerkraft unterworfen. Diese hat auf die Entwicklung keinen Einfluß. Wie auch die Sporen im Keimbette liegen, immer ist die Lagerung des Keimlings die gleiche. Seine für die Außenwelt bestimmten Organe sind zum bequemen Durchbruch dem freien Prothallium zu gerichtet.

Der Embryoträger ist selbst noch an alten Keimpflanzen in dem Winkelscheitel von Hypokotyl und Wurzelträger auffindbar, und seine Zellen, namentlich die seiner Basis, haben verdickte Wände erhalten.

Die Keimpflanze von Selaginella Martensii.

Durch ein reges Strecken des hypokotylen Gliedes wird meist zuerst die Sproßknospe des Embryos aus der Spore hervorgeführt. Liegt die keimende Spore unmittelbar am Lichte, so erhält die Keimpflanze ein kurzes Hypokotyl, ein langes dagegen, wenn aus der Tiefe des Keimblattes die Stammknospe dem Lichte entgegen zu tragen ist. Die anfangs aneinander gelegten Keimblätter ergrünen schon im Dunkeln unter der Oberfläche des Keimbettes. Eine Keimpflanze mit den entfalteten beiden ersten Blättern gleicht einem dikotylen Keime. Die Keimblätter stehen meist nicht genau auf gleicher Höhe, sie unterscheiden sich nur durch größere Breite und mehr abgerundete Form von den folgenden Blättern, sind aber sonst auch in ihrem inneren Bau ihnen gleich.

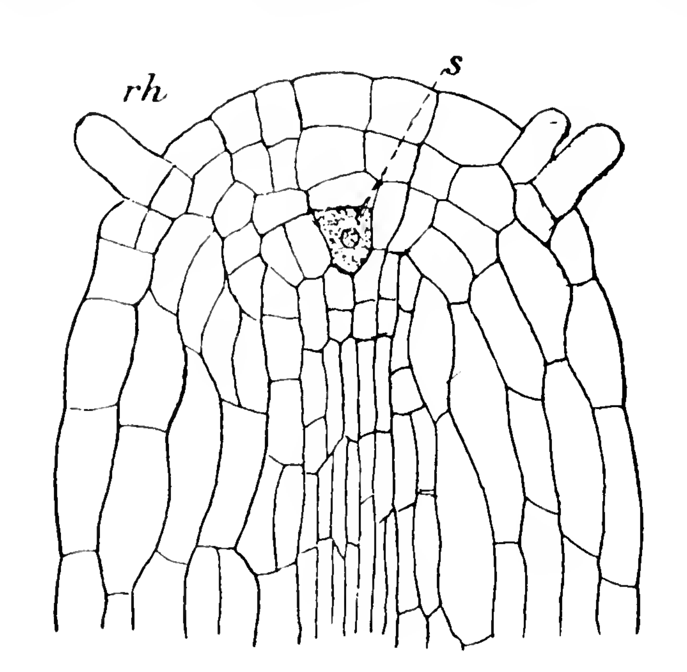


Fig. 17. Sel. Martensii. Medianer Längsschnitt durch den ersten Keimwurzelträger kurz nach dem Hervortreten aus dem Prothallium und nachdem in ihm die Wurzelscheitelzelle (*s*) gebildet war. *rh* Rhizoide, die aus den oberflächlichen Zellen des Wurzelträgers hervorgewachsen. Vergr. 340.

Die beiden schon in der Spore angelegten Gabeläste erhalten während der Streckung der Keimpflanze ihre ersten Blattanlagen, und in der weiteren Entwicklung läßt sich erkennen, daß einer der Gabeläste den anderen überholt und zur Hauptachse heranwächst, während

der andere als schlummernde Knospe eingeschlossen in einem Ruhezustand beharrt, um, wenn später nötig, unter günstigen Umständen die Weiterentwicklung wieder aufzunehmen (Fig. 18 *s*). Diese Erscheinung trat mir bei den meisten Keimpflanzen dreier verschiedener Sporenaussaaten von S. Martensii entgegen, nur wenige, etwa fünf vom Hundert, entwickelten beide Gabeläste gleichmäßig fort. Pfeffer berichtet von solcher Eigentümlichkeit der Keimpflanze nichts, wohl aber bildet er auf Taf. 5 in Fig. 6 eine Keimpflanze mit zwei gleichen Gabelsprossen ab; seiner Zeichnung fehlen jedoch die bei solcher Entwicklung der jungen Pflanze in dem Gabelungswinkel auftretenden beiden Wurzelträger.

Die Blätter, in der bekannten Blattstellung, sind anfangs klein, werden in höheren Stellungen größer und erhalten endlich bei allmählicher Erstarkung der Äste ihre normale Größe und Form.

Auch die erste Auszweigung der fortstrebenden Hauptachse bleibt meist nach Anlage einiger Blättchen als schlafende Knospe zurück, aber ihr Versteck wird durch einen hier hervortretenden Wurzelträger verraten. Von der nächsten Verzweigung ab erhalten die Zweige endlich ihre normale Ausbildung.

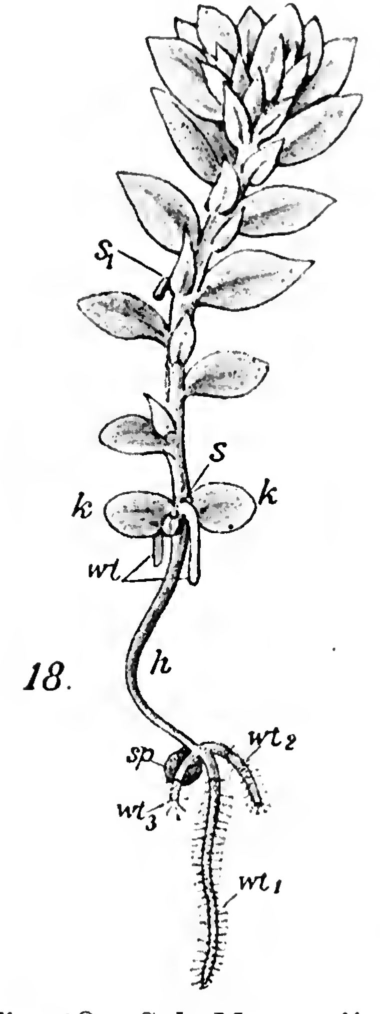


Fig. 18. Sel. Martensii. Junge Keimpflanze. *sp* Spore, wt_1—wt_3 Keimwurzelträger mit ihren Wurzeln, *h* Hypokotyl, *k* Keimblätter, *s* Gabelast als erste schlummernde Knospe, *wt* aus dem Gabelwinkel hervortretende Wurzelträger, s_1 erste Auszweigung des fortwachsenden Gabelzweiges als schlummernde Knospe mit Wurzelträger. Vergr. 6.

Sämtliche Verzweigungen der Gabeläste werden, wie ich das schon für andere Arten dargetan, auch bei unserer Art in derselben Ebene, die senkrecht zur Gabelung gerichtet ist, angelegt. Sie sind aber nicht, wie Pfeffer angibt, dichotomische, noch gehen sie nach einem bestimmten Entwicklungsschema vor sich, sondern sie treten in der von Treub ausführlich dargelegten Weise auf, die er für eine monopodiale hält. Da aber die erste Verzweigung der Selaginellen immer dichotomisch ist, so haben wir die folgenden nicht dichotomen doch aus solchen abzuleiten und als modifizierte Dichotomie, also als falsche monopodiale Verzweigung, aufzufassen. Der Mutterscheitel wächst ja bei solchen Verzweigungen nicht unverändert fort, sondern erleidet stets eine Umgestaltung, bei welcher der bisherige Vegetationspunkt aufgelöst, und nun der eine der beiden neuen Verzweigungsäste, der

bereits kräftiger angelegt wird, auch bei solcher Entwicklung einen Vorsprung vor dem anderen erhält.

Der Bau der Gabeläste von den Keimblättern ab stimmt mit dem der Sprosse älterer Pflanzen überein, ist also als bekannt anzusehen.

Das Hypokotyl beginnt während seiner Streckung vom Fuße her die Erstlinge seines Leitbündels zu bilden. Sein Bau, der bisher noch keine Beachtung gefunden hat, stimmt mit den hypokotylen Stengelgliedern anderer Selaginellen überein[1]). Trotzdem die Blattsprosse dorsiventralen Bau, elliptischen Querschnitt und bandförmiges Bündel besitzen, ist dennoch das Hypokotyl radiär gebaut, von kreisrundem Umfang und zylindrischem monarchem Leitbündel, in welchem die Erstlingstracheiden die Mitte des sich in zentrifugaler Folge entwickelnden Gefäßteils einnehmen, und die weiteren Tracheiden die Peripherie desselben bilden. Ringsum wird dieses Hydrom von einem mehrschichtigen und kleinzelligen Leptom umgeben. Die Bündelscheide und das lakunöse Gewebe entstammen der innersten Rindenschicht.

Meist erst nach dem Hervortreiben des Sproßpoles tritt der Wurzelpol aus dem Prothallium heraus. Entweder wurde schon kurz vorher in dem Keimwurzelträger die Wurzel angelegt oder es geschieht dies gleich nach dem Durchbruch. Der kleine Wurzelträger, dessen Scheitelwachstum bald erlischt und der auch nach seiner interkalaren Streckung nur geringe Länge erreicht, zeigt nun seine Scheitelpartie in Zellreihen aufgeteilt. Seitlich vom Scheitelpunkt wachsen einige periphérische Zellen zu Rhizoiden aus, während eine Zelle in der Mitte des Scheitelinneren die Scheitelzelle der nun endogen entstehenden Wurzel wird (Fig. 17 *s*).

Diese Wurzel, welche sich durch eine fortgesetzt Rhizoiden erzeugende Epidermis von dem kurzen Wurzelträger an ihrer Basis abgrenzt (Fig. 20 *w*), wächst, wie auch Pfeffer angibt, mit einer dreiseitigen pyramidenförmigen Scheitelzelle. Sie kann schon als erste Wurzel ziemliche Größe erreichen und sich mehrmals in dichotomer Weise verzweigen.

Der Fuß scheint noch im Dienste der Keimpflanze zu stehen, wenn sie auch schon ihre ersten Verzweigungen an dem entwickelten einen Gabelaste gewonnen hat, und wenn er dann endlich die ganze Spore erfüllt und ihren Inhalt vollkommen aufgebraucht hat, wird er bei alten Keimpflanzen noch lange von der schützenden Sporenschale umschlossen.

---

1) Bruchmann (7), pag. 6 Anm.

Der zweite und dritte Keimwurzelträger kommen auch an dieser Keimpflanze vor und entspringen exogen zu beiden Seiten des Embryoträgers über der Verbindungsstelle der vom Hypokotyl und ersten Keimwurzelträger zusammengeführten Bündel. Sie treten hier ziemlich spät hervor, meist werden sie erst nach den beiden Wurzelträgern, die aus dem Keimblattgabelwinkel kommen, also nach Nr. 4 u. 5 gesehen. Wird aber die erste Wurzel verletzt, so treiben sie früher hervor. Ihre Anlage aber mit prokambialem Anschluß an das Gefäßbündel ist schon früh vorgesehen (Fig. 19 *a* u. *b*). Sie entstehen ebenso wie der erste Wurzelträger und, wie ich es auch schon bei Sel. Kraussiana[1]) dargetan, als kleine exogene Höcker (Fig. 20 wt_2), welche nur je eine, sehr selten zwei Wurzeln endogen in ihrem Scheitel entspringen lassen. Es besitzen die drei ersten Wurzelsysteme an ihrer Basis drei kurze Wurzelträger, deren Epidermis und Rinde sich deutlich von den entsprechenden Geweben der Wurzel unterscheiden.

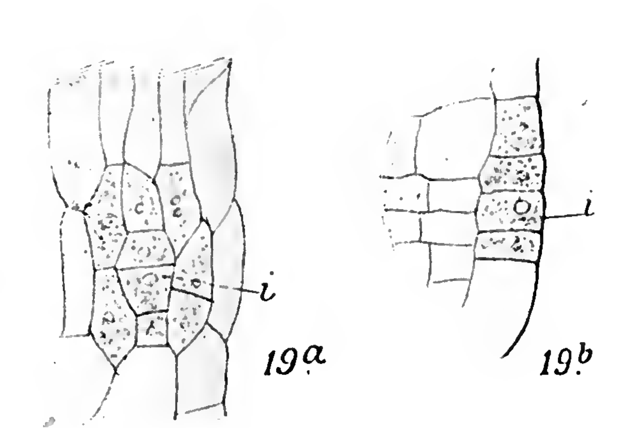


Fig. 19. Sel. Martensii. Erste Anlage der Keimwurzelträger Nr. 2 oder Nr. 3. a) in der Scheitelansicht, b) im Längsschnitt. *i* Scheitelinitiale. Vergr. 340.

Ich habe auch die Regenerationsvorgänge an den Organen der Keimpflanze dieser Art untersucht und zwar an den Sprossen, Wurzelträgern und Wurzeln. Die Ergebnisse bestätigen zum Teil die an der Keimpflanze von Sel. Kraussiana gewonnenen Resultate.

Schneidet man von der jungen Keimpflanze die Spitze des einen Gabelastes, der sich entwickelt hat, ab, so wird der als schlummernde Knospe zurückgehaltene andere, sowie auch die ruhende erste Auszweigung des leidenden Sprosses zur Nachentwicklung gebracht, auch gehen die Wurzelträger Nr. 6, auch Nr. 4 und Nr. 5, wenn sie noch klein sind, gern in beblätterte Sprosse über.

War die Dekapitierung wenig tief, so kann auch in diesem Falle, wie an anderer Stelle schon hervorgehoben[2]), der Vegetationspunkt selbst an solcher Stelle Erneuerung finden (Fig. 23). Die verkürzte Spitze vernarbt, die Rinde erhält an einer Stelle reichliche Baustoffe, treibt auf und aus einer oberflächlichen Zelle dieses Höckers wird nach ihrer Vergrößerung eine dreiseitige Scheitelzelle gewonnen und damit eine neue, exogen angelegte Sprossung geschaffen, deren

1) Bruchmann (12), pag. 151, Fig. 6, 7 u. 8.

2) Bruchmann (12), pag. 163.

Gefäßbündel sich seitlich an das des geköpften Sprosses anlegt, aber schließlich in die Wachstumsrichtung des Muttersprosses einlenkt und die alte vernarbte Scheitelstelle zur Seite führt. Daß auch Teilstücke der Sprosse sich selbständig (ohne Vermittlung durch Wurzelträger) mit „echten" Wurzeln versehen können, ist ja genügend bekannt[1].

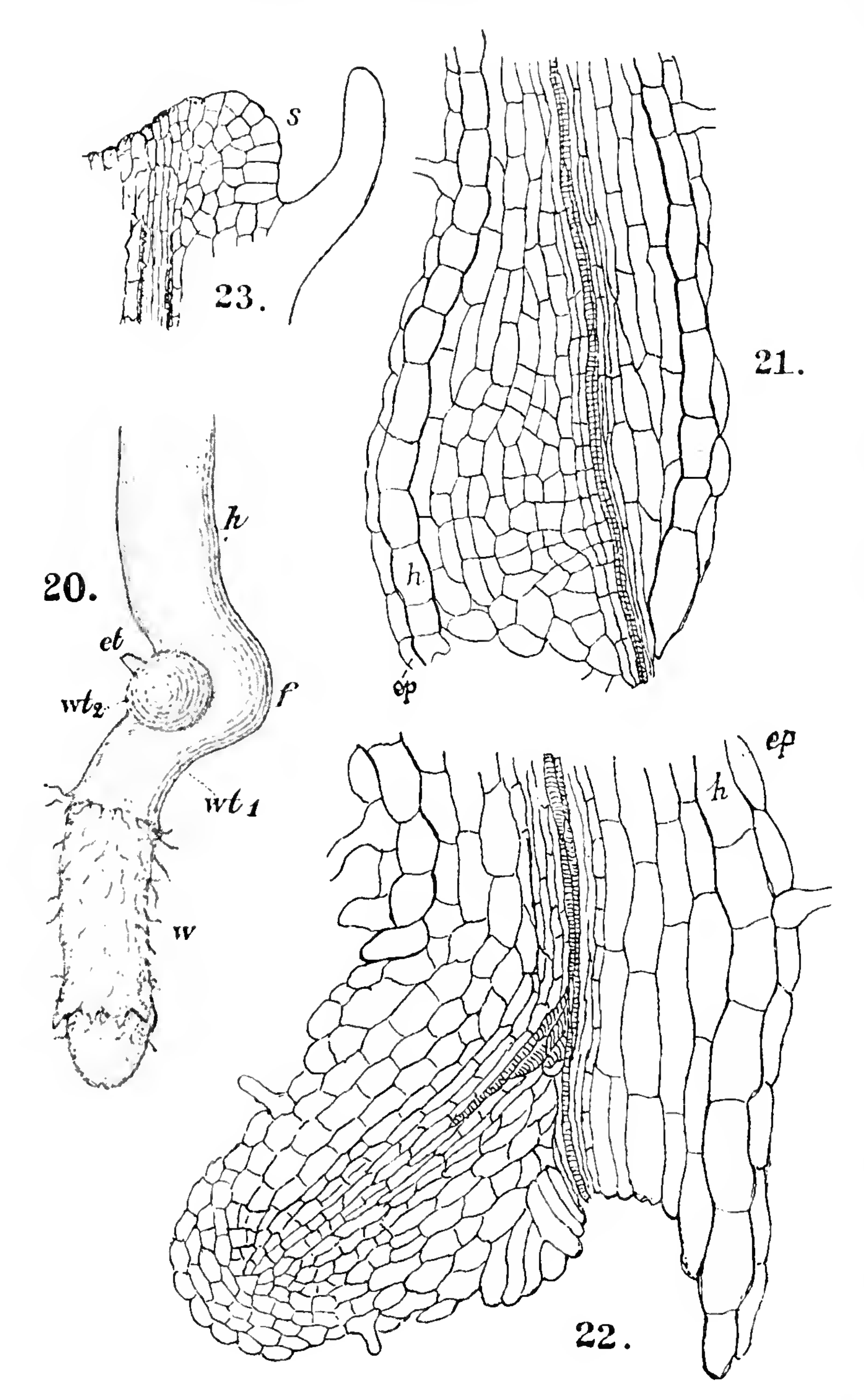


Fig. 20. Sel. Martensii. Teil einer jungen Keimpflanze mit regenerierter Wurzelspitze. *w* Wurzel, wt_1 erster Wurzelträger, wt_2 Wurzelträgerhöcker, *et* Embryoträger, *f* Fuß, *h* Hypokotyl. Vergr. 32.
Fig. 21 u. 22. Sel. Martensii. Regenerationserscheinungen an der abgeschnittenen Wurzelspitze. *ep* Epidermis, *h* Hypodermis der Wurzeln. Vergr. 150.
Fig. 23. Sel. Martensii. Beginn der Regeneration eines dekapitierten Sproßscheitels im Längsschnitt. *s* neue Scheitelanlage. (Das Blatt ist nicht median getroffen.) Vergr. 225.

Auch über die Regeneration an Wurzelträgern dieser Art sind wir schon unterrichtet[1]. Bemerken will ich nur noch, daß bei unserer Keimpflanze die ersten drei Wurzelträger nicht so leicht, wie die von Sel. Kraussiana und Poulteri, zur Sproßbildung zu bringen waren.

Die Keimwurzeln aber schreiten an unserer Pflanze gern auch bei ziemlich tiefer Abtragung ihrer Spitze zu einer Regeneration. Dies deutete ich schon an anderer Stelle für die Selaginellawurzeln an[2], hier soll es auch durch Zeichnungen belegt werden. Wird die Spitze nur wenig gekürzt, so bildet sich aus dem noch embryonalen Gewebe nach einer Wucherung des Meristems über dem zentralen Teile eine neue Scheitelzelle, und die dann in der ursprünglichen Richtung fortwachsende

1) Vgl. darüber auch Goebel, Flora, Ergänzungsband 1905, Heft 1, pag. 205 u. f.
2) Bruchmann (12), pag. 163.

Wurzelergänzung schließt abwärts, nur die beiden äußeren Wurzelschichten (Epidermis und Hypodermis) ausschaltend, an die anderen Teile an (Fig. 20 *w*).

Besonders bemerkenswert erscheint, daß auch tiefere bis an die Differenzierung ihrer Gewebe gestutzte Wurzeln unter günstigen Umständen noch zu einer Regeneration schreiten. Es erhält dann die innere Rinde einer Seite in der Nähe des verletzten Wurzelendes einen Plasmazufluß, und diese Rindenzellen bilden darauf ein Meristem (Fig. 21), aus dessen hervorquellendem Teile eine innere Zelle die Scheitelzelle der Wurzelanlage wird. Ein prokambiales Gewebe schließt sich seitlich an den Gefäßzylinder der Mutterwurzel an. Es entsteht also aus der inneren Rinde einer Wurzel eine vollkommene Seitenwurzel (Fig. 22) in ähnlicher Weise, wie auch die Wurzelträger regenerieren können.

2. Keimesentwicklung von Selaginella Poulteri und S. Kraussiana.

Die Sporen beider einander nahestehenden Arten, welche ich in reicher Anzahl von älteren Pflanzen erntete, keimten in einem mäßig warmen Keimbette von 20 bis 25 °C nach etwa 6 bis 10 Wochen.

Über die Keimesentwicklung der S. Poulteri liegt noch keine Literatur vor, wohl aber über die von S. Kraussiana. Hofmeister, der letztere Art unter dem Namen S. denticulata anführt, hat die erste Teilung ihrer Eizelle und die Bildung des Embryoträgers richtig beobachtet. Aber seiner oberflächlichen und irrigen Auffassung der weiteren Keimesentwicklung vermag man sich nicht anzuschließen. Nach ihm soll die Endzelle des Embryos nach kurzer Längsentwicklung ihr Scheitelwachstum einstellen und dann nach einer Seite zum Grunde des Prothalliums den massigen Teil der „ersten Achse" (den Fuß) entspringen lassen und darauf nach der anderen „eine Nebenachse", die bestimmt sei, aus dem Prothallium hervorzubrechen und die ersten Blätter der Keimpflanze zu erzeugen. Das hervorwachsende Ende dieses „Sprosses zweiter Ordnung" vermehre seine Zellen durch andauernde Teilung einer einzelnen die Spitze des stumpfkegeligen Vegetationspunktes einnehmenden Zelle mittelst wechselnd rechts und links geneigter Scheidewände[1]). Campbell bemerkt von der gleichen Art: Er habe die frühen Stadien des Embryos über die erste Teilung der Eizelle hinaus nicht verfolgt, aber er schließe aus den späteren Stadien, daß auch die ersteren denen der S. Martensii gleichen[2]).

1) Hofmeister (2), pag. 124.
2) Campbell (13), pag. 519.

Selaginella Kraussiana und Poulteri haben eine übereinstimmende Keimesentwicklung, welche sich aber von der der S. Martensii in allen Entwicklungsperioden derartig unterscheidet, daß es nötig wird, diese Eigenart als einen ganz anderen Typus in einer besonderen Darstellung aufzuführen. Wir wollen uns zunächst im Texte und Bilde an S. Poulteri halten.

Erstes Entwicklungsstadium: Der Embryo führt seinen Grundbau auf dem Embryoträger, seiner ersten Ernährungsbasis, aus.

Nachdem die Eizelle ihre erste Teilungswand (die Basalwand) senkrecht zur Achse des Archegoniums erhalten (Fig. 4 a_7), streckt sich die dem Archegoniumhalse zugewandte Eihälfte und wird hier zu einem auffallend langen, unregelmäßig gekrümmten und geteilten, sehr zartwandigen Embryoträger (Fig. 24*a*, 25, 26 u. 4). Derselbe schiebt durch seine Längsdehnung die andere Hälfte der Eizelle (die Mutterzelle des eigentlichen Embryos) durch das Diaphragma der Spore hindurch in den Innenraum derselben, wobei er mehrere sehr unregelmäßige Teilungen erleidet. Durch die von ihm ausgeschiedenen Substanzen wird das ihm benachbarte Prothalliumgewebe hyalin, es wird aufgelöst und zur Ernährung des Embryos verwendet. Während dieser Tätigkeit des Embryoträgers führt die hinabgedrängte zweite Eihälfte ihren Grundbau aus. Die Transversalwand (Fig. 24 *II*) vollzieht die Quadranten- und die Medianwand (Fig. 24 *b III*) die Oktantenteilung. Eine der letzten Teilungswand vorgreifende Sproßanlage in einem der Quadranten, wie bei S. Martensii, konnte ich hier, wie auch schon bei S. spinulosa[1]), nicht bemerken. Nachdem nun die Querwand IV unseren Embryo in die Kotyl- und Hypokotyl-(Epibasal-)Etage zerlegt hat (Fig. 25), beginnt alsbald am Grunde der letzteren eine lebhafte Zellwucherung, ohne daß vorher an dem Scheitel des Embryos (dem Kotyl) eine Organanlage eingeleitet wird.

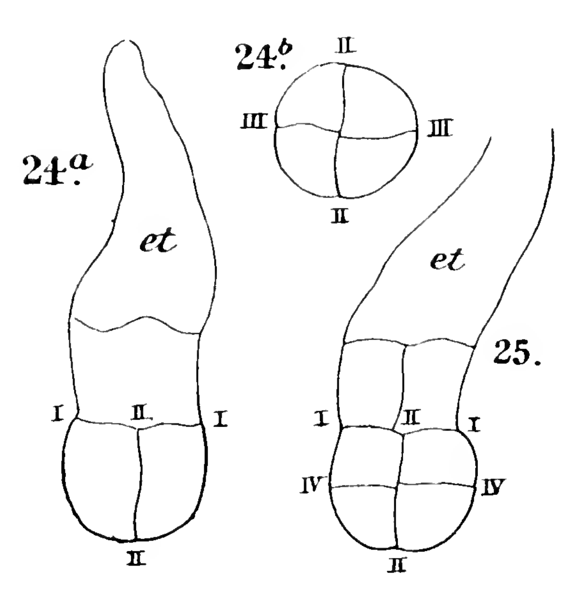


Fig. 24 u. 25. Sel. Poulteri. Vergr. 225.

Fig. 24. Junger Embryo: a) im Längsschnitt mit den ersten Teilungen, b) in der Scheitelansicht.

Fig. 25. Junger Embryo in der Vollendung seines Grundbaues.

Anm. zu Fig. 24—27: In allen Figuren bedeuten *I* die Basalwand, *II* die Transversalwand, *III* die Medianwand und *IV* die das Kotyl vom Hypokotyl (Epibasal) trennende Wand, *et* Embryoträger.

1) Bruchmann (7), pag. 49 u. 50.

Zweites Entwicklungsstadium: Der Embryo erhält den Fuß als Ernährungsbasis.

Die Anlage des Saugorgans beginnt hier, wie an dem Embryo der S. Martensii, durch das Hervortreiben weniger peripherischer Zellen an einer Seite des hypokotylen Grundes (vgl. Fig. 26 *a*, 27 und 34). Doch dehnen sich hier an dem noch sehr jungen Embryo diese Zellen so beträchtlich und schnell aus, daß der Sproßpol sehr frühzeitig eine große Drehung von etwa 180° ausführt, also in kürzester Frist aus seiner anfänglichen Richtung, die nach dem Grunde der Spore wies, dem Scheitel des Prothalliums zugekehrt wird (vgl. Fig. 25 u. 34).

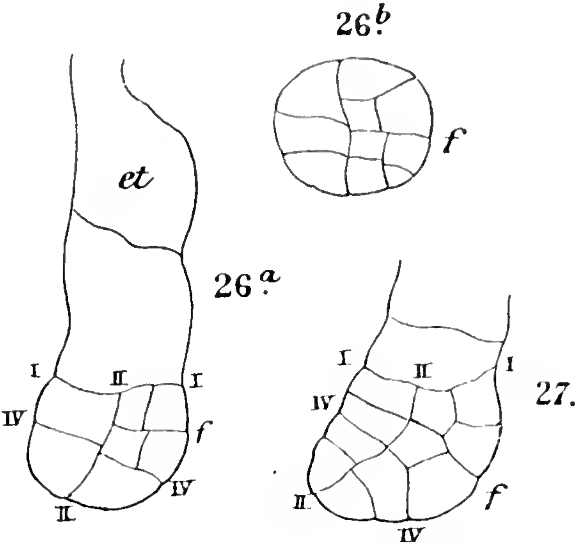


Fig. 26 u. 27. Sel. Poulteri. Vergr. 225. Beginn der Umlegung der Sproßspitze durch Auftreiben der Fußseite *f*. Fig. 26 *b*. Querschnitt des Embryos von Fig. 26 *a*.

In der weiteren Ausbildung zeigt sich nun ein lebhaftes Wachstum in den äußeren Zellen dieses Organs, ein fleißiges periklines und antiklines Abteilen (Fig. 34, 35 u. a.). Es wird so ein massiges, kopfförmiges Haustorium gewonnen, welches sich später auch äußerlich von den übrigen Organen des Embryos abgliedert (Fig. 28—33) und am Schlusse seiner Entwicklung noch durch eine interkalare Halsbildung (*c* in Fig. 33) deutlich abgegrenzt erscheint. Dieser frühzeitige Aufbau eines massigen Ernährungsorgans mit reger Entwicklung hat auch den Embryoträger, der anfangs den Abschluß des Embryos nach unten bildete, zur Seite geführt und seiner Funktion enthoben. Man findet ihn später seitlich dem Fuße zugegliedert, wie dies auch bei der Gattung Lycopodium der Fall ist (Fig. 35—37 und 28—33 *et*). Diese merkwürdige typische Fußbildung unterscheidet sich wesentlich von der von S. Martensii, wo sie nur als eine allmählich sich bildende einseitige Auftreibung von drei bis vier Zellschichten am hypokotylen Grunde des Embryos anzusehen ist, hier aber wird sie zu einem äußerlich abgegliederten kopfförmigen Organe von beträchtlicher Größe.

Der kotyle Teil des jungen Embryos erscheint durch solche frühe Zellwucherung am Grunde des Hypokotyls in seiner Entwicklung zunächst gehemmt. Die anfangs rechtwinklig zu einander gerichteten Wände des Grundbaues vom Embryo sind durch die von ihm ausgeführte starke Krümmung schief und verzerrt geworden, so daß jegliche Orientierung über die ersten Teilungswände unmöglich wird (Fig. 4 *c* und 34). Der Embryo ist in solchem Entwicklungsstadium fast nur

Fuß, nämlich ein abgerundeter Zellhaufen aus weiten, mit hellem Inhalt versehenen Zellen, welcher nur ein kleines, konisch abgerundetes Spitzchen aus wenigen Zellen trägt, das aber durch seinen dichten plasmatischen Inhalt besonders gekennzeichnet erscheint. Ja es fällt bei solchen Entwicklungsstadien manchmal schwer, den Sproßpol des Embryos zu erkennen. Wir wählen unter den mannigfachen Formen solcher Embryonen eine aus, welche, in ihrer Medianebene gesehen, noch eine Deutung des Entwicklungsgangs möglich macht. In Fig. 34 zeigt es sich, daß die Basalwand (I) als Grenzwand gegen den funktionslos gewordenen Embryoträger unkenntlich wird. Das aufgetriebene

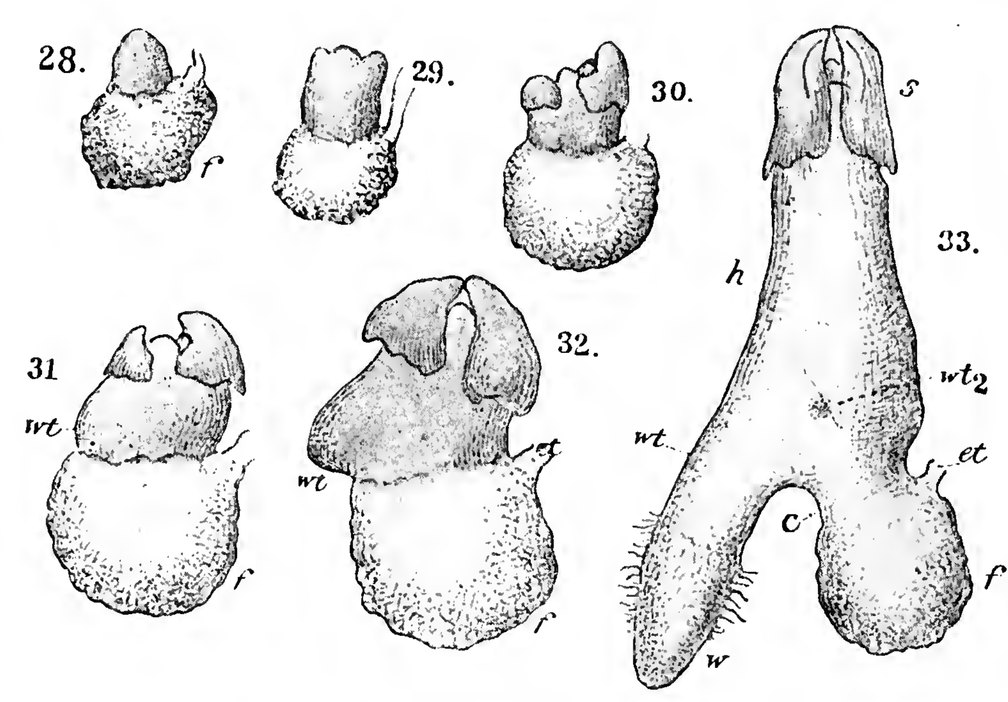


Fig. 28—33. Sel. Poulteri. Vergr. 50.
Fig. 28—32. Verschiedene Entwicklungsformen des Embryos.
Fig. 33. Junge Keimpflanze. *et* Embryoträger, *f* Fuß mit Halsteil *c*, *wt* erster Keimwurzelträger mit seiner Wurzel *w*, wt_2 Anlagestelle des zweiten Wurzelträgers, *h* Hypokotyl, *s* Stammknospe.

Fußgewebe hat fast das ganze Hypokotyl aufgebraucht. Es hält zwar schwer, bei solchen Formen noch die das Kotyl vom Hypokotyl trennende Grenzwand (Wand IV) zu bestimmen (vgl. Wand IV in Fig. 27, 34 und 4), allein es geht aus solchen Untersuchungen hervor, daß immer noch ein kleiner Teil der Hypokotyletage von geringer Höhe und der Grundwand IV angrenzend übrig geblieben ist, der nicht zur Fußbildung Verwendung fand, aus dem sich aber in der weiteren Entwicklung ein ansehnliches Stengelglied aufzubauen vermag. Wie aber auch Fig. 34 erkennen läßt, treibt hier nicht lediglich die eine Hälfte des Hypokotyls zum Fußorgane aus, auch die andere Hälfte führt ihm einiges Baumaterial zu. Also das Hypokotyl in seinem ganzen Umfange wird hier zur Fußentwicklung herangezogen, was bei S. Martensii nicht der Fall ist.

Allmählich tritt nun auch für den jungen früh auf guter Nährbasis gestellten Stammteil des Embryos ein reges aufbauendes und ausgestaltendes Wachstum ein. Seine konische Gestalt (Fig. 28) verwandelt sich in die einer Walze (Fig. 29, 35 u. 36), welche zunächst am vorderen Ende abgeflacht erscheint und noch keine Differenzierung am Scheitel zeigt (Fig. 35), dann aber durch ein Hervorwölben der Scheitelmitte und der Seiten die Anlage des Vegetationspunktes vom Sproßscheitel und die der ersten beiden Blätter erkennen läßt (Fig. 29 u. 36).

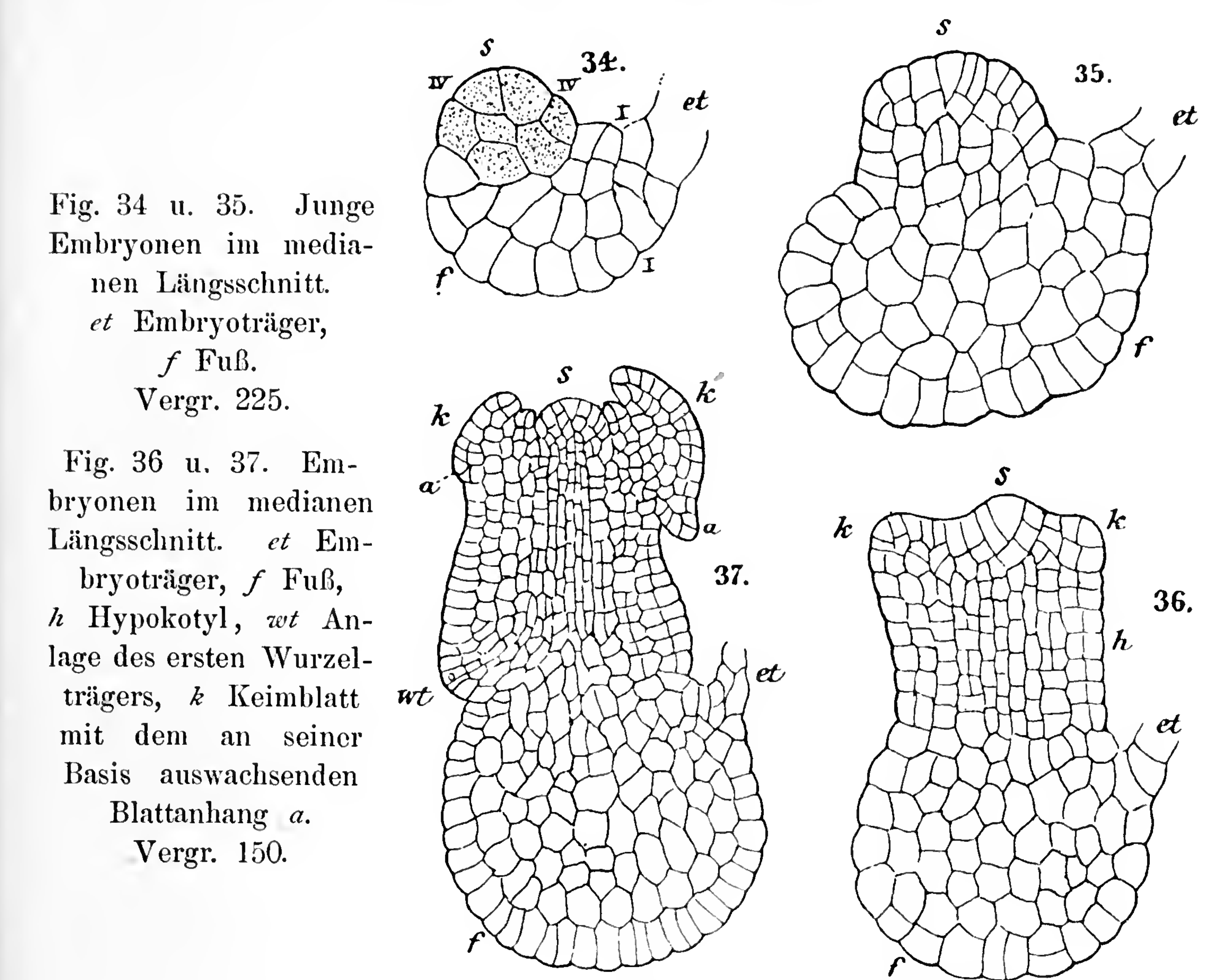


Fig. 34 u. 35. Junge Embryonen im medianen Längsschnitt. *et* Embryoträger, *f* Fuß. Vergr. 225.

Fig. 36 u. 37. Embryonen im medianen Längsschnitt. *et* Embryoträger, *f* Fuß, *h* Hypokotyl, *wt* Anlage des ersten Wurzelträgers, *k* Keimblatt mit dem an seiner Basis auswachsenden Blattanhang *a*. Vergr. 150.

Fig. 34—37. Sel. Poulteri.

Ein Querschnitt durch das Hypokotyl auf solcher Entwicklungsstufe (Fig. 38) zeigt auch hier, daß sein Meristem aus einem gesonderten zentralen Pleromzylinder besteht, der von einem Periblemmantel umgeben wird, in welchem perikline und antikline Teilungen mehrere konzentrische Rindenschichten entstehen lassen. Wie frühe aber diese Gewebsonderung eintrat und durch welche Teilungsweise sie gewonnen wurde, kann hier nicht festgestellt werden.

Die Anlage der Organe des kotylen Keimteiles, also des Sproßvegetationspunktes und der Keimblätter, wird spät erkennbar. Eine Zurückführung dieser Organe auf einzelne Zellen des embryonalen Grund-

baues, wie sie bei S. Martensii möglich war, ist hier ausgeschlossen, auch verwischt sich die quere Teilungswand zwischen Kotyl- und Hypokotyl-Etage, so daß sich ihre ungefähre Lage nur vermuten läßt (Fig. 36).

Mit dem durch Figur 35 dargestellten Entwicklungsstadium beschließt der Embryo meist den neutralen Ausbau seines Stammteiles und schreitet zur Anlage seines Sproßvegetationspunktes, welcher vor den ersten Blättern, manchmal aber auch mit diesen zugleich, als ein gesonderter Höcker bemerkt werden kann. (Fig. 29 u. 36). Äußere Zellen der embryonalen Scheitelmitte erhalten dichtes Plasma und treiben auf, eine von ihnen wird zu einer dreiseitigen pyramidenförmigen Scheitelzelle ausgebaut und teilt darauf in bekannter spiraliger Folge Segmente ab (Fig. 39). So wird denn ein hervorgewölbter Zellkomplex von elliptischer Umgrenzung und einer Scheitelzelle in der Mitte gewonnen, der über dem Querdurchmesser des Embryoscheitels zwischen den Gebieten der ersten beiden Blätter hervortritt.

Die beiden Keimblätter entstehen unabhängig vom Sproßscheitel meist nicht zugleich als seitliche Auswüchse am Embryo. Zwei Gruppen von Oberflächenzellen erheben sich an den breiten Seiten des jungen Sproßscheitels und umwallen ihn halbkreisförmig. Durch ihr charakteristisches Randwachstum überholen sie ihn bald, und ihre Ligula tritt schon früh aus einer queren Reihe von Doppelzellen hervor.

Zu solcher Zeit hat das Hypokotyl eine wesentliche Höhe seines Ausbaues erreicht und schreitet nun zum Hervortreiben des ersten Wurzelträgers.

Drittes Entwicklungsstadium: Der Embryo gewinnt eine für das Erdsubstrat bestimmte Nährbasis (Wurzelträger mit Wurzel) und erreicht seine Durchbruchsreife.

Der erste Keimwurzelträger entsteht am Grunde des Hypokotyls über dem Fuß und dem Embryoträger, also an einer anderen Stelle wie bei S. Martensii (Fig. 31—33). Seine Stellung zur Medianebene der ersten Blätter ist auch eine verschiedene. Wenn ich ihn in den beigegebenen Figuren 31—33, 37 u. 38 nur in der Mediane der Keimblätter darstellte, in welcher er ja auch auftreten kann, so geschah dies nur der besseren Übersicht wegen. Der exogenen Anlage dieses Organs geht gern eine schwache Hervorwölbung der Anlagestelle voraus (Fig. 31), worauf eine äußere Zelle an solcher Stelle zur prismatischen Initiale der Anlage wird und in bekannter Weise lebhafte Teilungen eingeht (Fig. 37 *wt*). Auch die äußeren, die Initiale umgebenden Zellen wachsen rege, und die inneren Zellagen richten zugleich mittelst einer prokambialen Zellenaufteilung einen seitlichen Anschluß an das zentrale Plerom-

meristem der Hauptachse ein (Fig. 37). Interkalare Streckung treibt dann diese Wurzelträgeranlage vornehmlich hervor, welche bei dieser

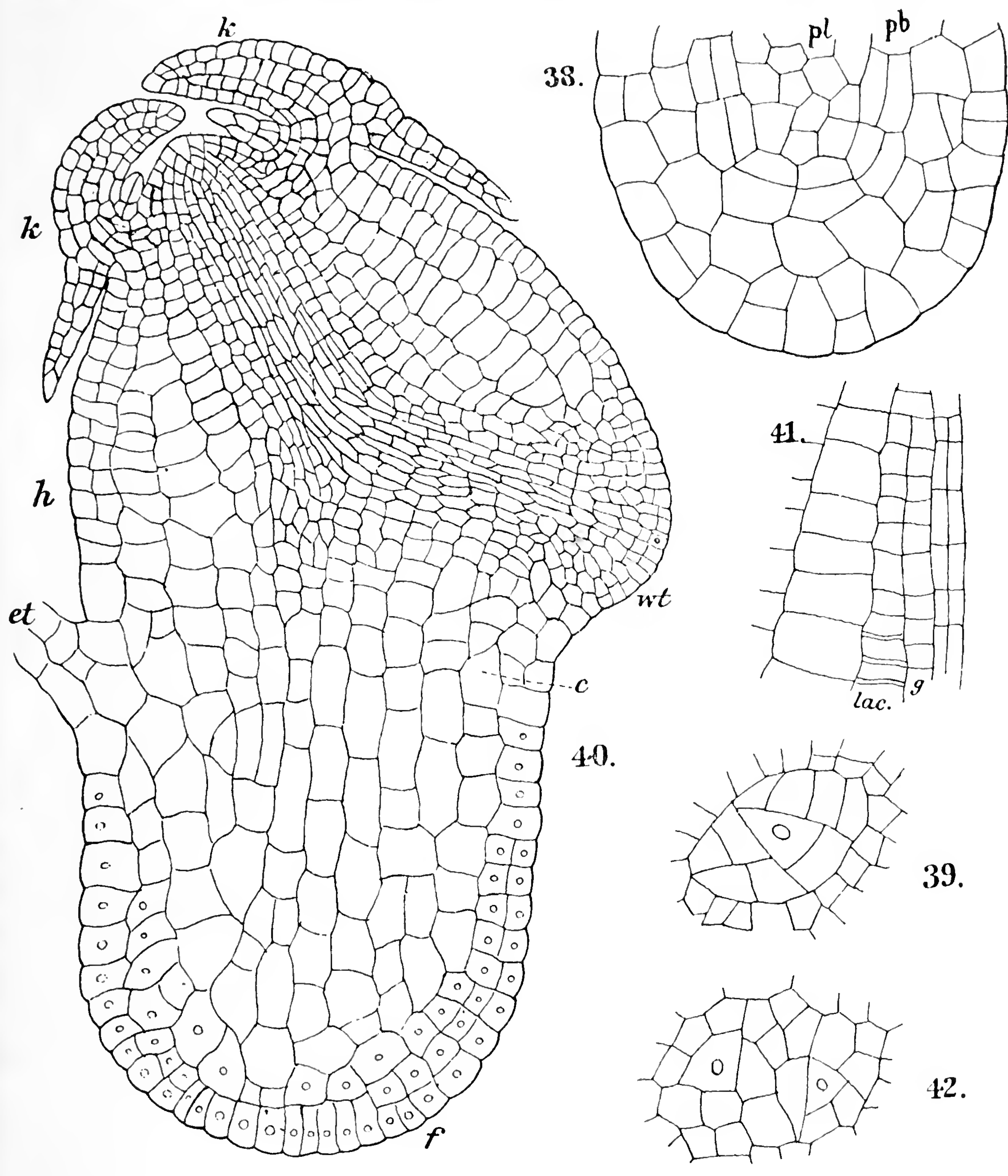


Fig. 38—42. Sel. Poulteri.

Fig. 38. Querschnitt durch das Hypokotyl des Embryos. *pl* Plerom, *pb* Periblem. Vergr. 550.

Fig. 39. Scheitelansicht des Embryos mit dreiseitiger Scheitelzelle. Vergr. 550.

Fig. 40. Ein zum Durchbrechen des Prothalliums herangereifter Embryo. *k* Keimblatt mit Ligula und basalem Blattanhang, *h* Hypokotyl, *wt* Wurzelträger, *et* Embryoträger, *f* Fuß mit Halsteil desselben *c*. Vergr. 200.

Fig. 41. Ein Teil eines Längsschnittes vom Hypokotyl einer sehr jungen Keimpflanze. *lac* lakunöse Schicht, *g* Bündelscheide. Vergr. 550.

Fig. 42. Scheitelansicht eines sich gabelnden Scheitels vom Embryo. Vergr. 550.

Art wenig Ausdehnung erreicht und die in der Figur 40 dargestellte Größe meist nicht überschreitet. Die dann in solchem Wurzelträger-Rudiment endogen auftretende Wurzelanlage bricht meist noch im Prothallium aus dem Keimwurzelträger hervor.

Die weitere Entwicklung des Fußes macht auch in dieser Entwicklungsperiode des Embryos große Fortschritte. Seine oberflächlichen Zellen erscheinen mit dichten Nährstoffen vollgepfropft (in Fig. 40 sind solche Zellen durch ihre Kernzeichnungen hervorgehoben) und teilen sich in lebhaftem konzentrischem Oberflächenwachstum anti- und periklin. Die inneren Zellen haben wässerigen Inhalt, erhalten schließlich gestreckte Formen, und ihre zentralen Reihen bilden Leitwege für die an das Plerom des Embryos abzugebenden Stoffe (Fig. 40). Kurz vor der Durchbruchsreife beginnt noch an dem dem eigentlichen Embryo angrenzenden Teile des Fußes eine interkalare Streckung (Fig. 40 *c*), wodurch schließlich noch ein Halsteil zu dem großen kopfförmigen Saugorgan gewonnen wird (Fig. 33 *c*). Durch diese Halsbildung schiebt sich der Fuß tiefer in die Spore hinab, dann aber unterstützt diese den Durchbruch des Keimes aus dem Prothallium und hebt die ganze Keimpflanze mit den für die Außenwelt bestimmten Teilen über das Prothallium und die Spore empor. Erst wenn die Keimpflanze schon mehrfach verzweigt ist und ihre den drei Wurzelträgern des Hypokotyls entspringenden Wurzeln den Boden durchwachsen, hat der Fuß seine ganze, die Spore erfüllende Größe erreicht. Diese ist nicht gering; da die Spore etwa 1 mm Durchmesser, d. i. die doppelte Ausdehnung der von S. Martensii, besitzt, so kann auch der Fuß gut das achtfache Volumen des gleichen Organes letzterer Art erreichen. Das starke konzentrische Wachstum der peripherischen Zellschichten des Fußes, namentlich in seiner späteren für die Keimpflanze tätigen Periode, führt auf ein Zerreißen seiner inneren Schichten und auf ein Hohlwerden namentlich seines kopfförmigen Teiles, welche Höhlung dann eine wässerige Lösung von Nährstoffen oder auch Luft enthält. Die Sporenschale umschließt noch an der alten Keimpflanze schützend den Fuß, und erst mit dem Hypokotyl fällt auch er der Verwesung anheim.

Wir kehren aber zu der durch Fig. 37 dargestellten Entwicklungsstufe zurück und untersuchen, was seine Stammknospe bis zu ihrer Durchbruchsreife noch Bemerkenswertes erkennen läßt. Recht charakteristisch ist es, wie die Keimblätter am Grunde ihrer Ansatzstelle nach Art von schildförmigen Blättern auswachsen. Schon bei mäßiger Höhe ihrer Blattspreite tritt auf der Aligularseite an ihrer halbstengelumfassenden Basis eine Zone von Zellen hervor, welche durch ein

Randwachstum nach unten hin eine schürzenförmige Vergrößerung der Keimblätter vornimmt (Fig. 37 *a*). Doch erreicht solche sekundäre Hinzufügung am unteren Teile der Blattspreite bald das Ende ihrer Entwicklung und schließt mit einem ausgebuchteten Rande in der Stärke einer Zellage ab (Fig. 40 u. 30—33), während die eigentliche Blattfläche sich noch weiter sehr beträchtlich vergrößert. Gefäßbündel und Spaltöffnungen erhält dieser Blattanhang nicht.

Meist sind nur die beiden Keimblätter durch solche basale Vergrößerung ihrer Blattfläche geziert. Bei S. Kraussiana, deren beide Keimblätter die gleiche „Blattstütze" erhalten, traf ich solche auch zuweilen bei einzelnen ihnen folgenden Blättern an. Bei beiden Arten aber zeigt sich dieselbe Erscheinung an den ersten beiden Blättern der durch eine Regeneration an Wurzelträgern gebildeten Stammknospe (Fig. 9 auf Taf. V von Bd. 95 d. Jahrg. d. Flora 1905).

Die Entstehung des Sproßscheitels am Embryo hatten wir bis zur Entwicklung einer dreiseitigen Scheitelzelle verfolgt, welche aber auch wie bei S. Martensii nicht lange den Vegetationspunkt beherrscht. Schon nach wenigen Segmenten, die für die Errichtung des geringen über die Ansatzstelle der beiden Keimblätter hervortretenden Podiums ausreichen, ist ihre Tätigkeit beendet. Sie wird aufgeteilt, während sich der Scheitel zwischen den jungen Blattanlagen verbreitert und, von oben gesehen, bei solcher Tätigkeit verschiedene Zellbilder darbieten kann. Nur ein Beispiel soll in Fig. 42 festgehalten werden, welches zeigt, daß die Scheitelzelle der Mitte verloren ging, dafür aber zwei seitliche, in der Figur mit Kreisen bezeichnete Segmente als neue Scheitelzellen der zu entwickelnden beiden Gabeläste gelten können. Solche Scheitelaufnahmen bietet der Embryo schon dar, wenn sein Vegetationspunkt noch nicht von den Keimblattspreiten völlig verdeckt wird (Fig. 31 u. 37). Bei der in Fig. 40 dargestellten Entwicklungsreife dagegen ist die Dichotomie des Scheitels vollzogen, und die jungen Gabeläste lassen schon Blattanlagen erkennen.

Die erste Verzweigung ist eine dichotome und bietet im Längsschnitt Bilder dar, die sich von denen bei S. Martensii nicht unterscheiden (Fig. 13). Nur werden bei unserer Art beide Gabeläste, mit dreiseitiger Scheitelzelle wachsend, stets gleichmäßig kräftig entwickelt.

Das, wie in Fig. 40 dargestellt, noch recht gedrungene Hypokotyl eines für das Hervorbrechen aus der Spore herangereiften Embryos zeigt nun bei seiner Streckung und der Anordnung seiner Zellreihen in geraden Linien eine scharfe Sonderung des zentralen Bündelgewebes von der angrenzenden Rinde und läßt auch zu geeigneter Zeit deutlich

erkennen, wie aus der letzten periklinen Teilung der innersten Rindenschicht die lakunare Schicht (*lac* in Fig. 41) und die Gefäßbündelscheide („gaine de phloème") (*g* in Fig. 41) gewonnen werden, wie dies Treub[1]) auch für S. Martensii an älteren Pflanzen gezeigt hat.

Die zweiten und dritten Keimwurzelträger werden hier schon an den noch in der Spore eingeschlossenen Embryonen angelegt. Wenn kaum der erste Keimwurzelträger deutlich hervorgetreten ist, kann man oft schon die Anlage der beiden folgenden erkennen. An solchen Keimen, wie sie die Fig. 32 und 40 darstellen, deutlicher aber noch an älteren (Fig. 33 wt_2) tritt dies hervor. Wie bei S. Martensii werden diese Organe auch hier am Grunde des Hypokotyls exogen angelegt und zwar zu beiden Seiten über dem vom ersten Wurzelträger und dem Hypokotyl zusammenschließenden Gefäßbündel-Scheitelpunkt. Nur liegt an diesem Embryo die Entstehungsstelle höher über dem Embryoträger (Fig. 33 wt_2), bei S. Martensii aber zu beiden Seiten desselben. Die Art der Entstehung ist die gleiche. Immer wird eine solche Entstehungsstelle durch einige mit dichtem Plasma ausgerüstete Zellen gekennzeichnet. Ein prokambialer Anschluß dieser Anlage an den nahen Gefäßbündel-Scheitelpunkt, auch die Differenzierung der Scheitelinitiale und deren Teilungen sind Merkmale dieser Organanlagen. Diese beiden Keimwurzelträger entstehen meist zu gleicher Zeit und sind schon von mir an anderen Stellen nebst ihrer Wurzelbildung genügend gekennzeichnet worden[2]).

Nachdem wir nun die Ausbildung dieses Embryos in der Spore bis zu seiner Durchbruchsreife verfolgt haben, wollen wir noch einen kurzen Blick auf die wechselnde Lage, die er während dieser Zeit in dem ihn umschließenden Prothallium einnimmt, richten. Geboren wurde der Embryo im Archegonium der freigelegten Prothallium-Peripherie und darauf durch den Embryoträger in das Innere des Prothalliums unter das Diaphragma in das „Endosperm" zu einer Zeit geführt, als dieses noch nicht zur Hälfte mit weitmaschigem Zellgewebe aufgeteilt war (Fig. 4). Hier wandte nun der Embryo seinen Sproßpol um, das umlegende Fußgewebe wächst nach unten dem inzwischen ganz mit Zellgewebe angefüllten Sporengrunde zu, während der Sproßpol aufwärts auf den Prothalliumscheitel zu wächst. Das Diaphragma und das primäre Prothalliumgewebe werden durch den embryonalen Stammteil zunächst aus ihrer ersten Lage gebracht, ausgeweitet und höckerartig hervorgedrängt und bilden so zunächst eine schützende Scheide

1) Treub (4), pag. 11.
2) Bruchmann (7), pag. 35—39, ferner (12), pag. 151—153.

um den oberen Teil des keimreifen Embryos. Wenn nun auch seitlich der erste Keimwurzelträger mit seiner Wurzelanlage hervorgetrieben ist, durchbricht die Stengelknospe zuerst das Prothallium, und beide Hauptteile der Keimpflanze sind außerhalb des Prothalliums der Einwirkung des Geotropismus unterworfen. Bei solcher Keimesentwicklung hat der nach dem Grunde der Spore zu wachsende Fuß noch nicht seine größte Ausdehnung erreicht. Sein weiteres Wachstum und seine resorbierende Tätigkeit stehen noch längere Zeit im Dienste der Keimpflanze.

Die hier ausgeführte embryonale Entwicklung von der S. Poulteri darf aber nicht als eine speziell nur dieser Art eigentümliche angesehen werden. S. Kraussiana hat genau den gleichen Werdegang. Die Embryonen dieser beiden Arten gleichen in allen Entwicklungsstadien einander so, daß sie nicht unterschieden werden können. Nur in der Größe der Fußbildung dürften die jugendlichen Formen von S. Kraussiana die von S. Poulteri noch übertreffen.

Die Keimpflanzen beider Arten sind von mir an anderen Stellen genügend charakterisiert. Der Bau ihrer nicht perennierenden Hypokotyle ist dargelegt, auch die Regenerationserscheinungen sind geprüft. Über den Bau der erwachsenen Pflanzen liegen eingehende Abhandlungen vor, welche wir besonders den Untersuchungen Gibsons[1]) verdanken. Nur über das Scheitelwachstum dieser Arten mögen noch einige beiläufige Bemerkungen eine Stelle finden.

Wie bekannt, ist die erste Verzweigung der Keimpflanze stets eine dichotome, deren Gabelungsebene senkrecht zu der Keimblattmediane gerichtet ist. Alle weiteren Verzweigungen der Gabeläste werden nur noch in einer und derselben Ebene, nämlich senkrecht zur ersten Verzweigungsebene, vorgenommen. Diese weiteren Verzweigungen sind auch bei S. Poulteri dichotom. Der Vegetationspunkt der Äste

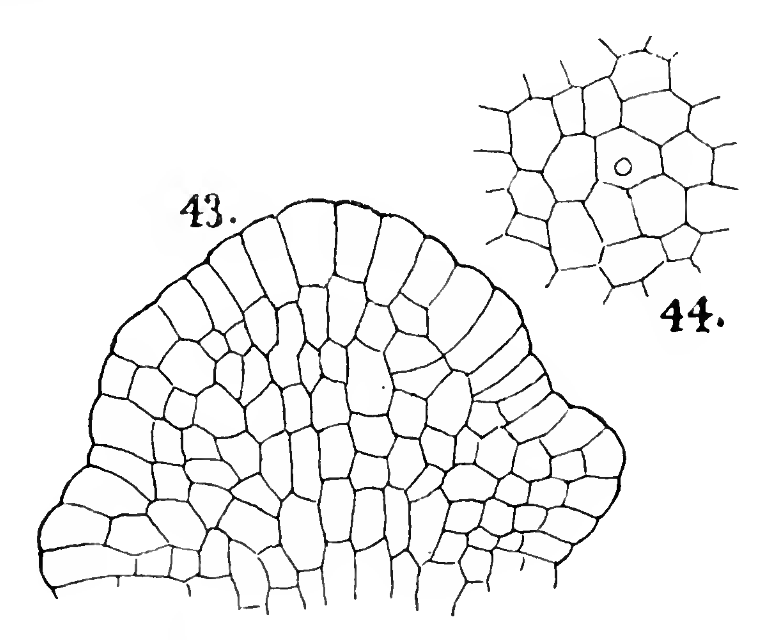


Fig. 43 u. 44. Sel. Poulteri.
Fig. 43. Medianer Längsschnitt durch einen Ährenscheitel. Vergr. 250.
Fig. 44. Ährenscheitel von oben gesehen. Vergr. 550.

1) Harvey-Gibson (11).

zeigt eine dreiseitige Scheitelzelle. Eine zweiseitige fand ich an dieser Pflanze nicht. Aber älteren Zweigen, namentlich denen, welche die Sporangien entwickeln, fehlt eine Scheitelzelle ganz, sie wachsen durch Initialen, und in einigen Fällen ist auf der Gipfelhöhe eine prismatische oder obeliskenförmige Initiale gut erkennbar, welche durch Abgabe von Segmenten nach unten und den Seiten das Baumaterial zur Scheitelbildung liefert (Fig. 43 und 44).

Die Gabelung geht an der älteren Pflanze bei einem Wachstum mit oder ohne Scheitelzelle in gleicher Weise vor sich. Der primäre Scheitel löst sein Gipfelwachstum auf, verbreitert sich und läßt dann nur indifferentes Zellenmaterial erkennen. Hierauf erheben sich seitlich beide Gabelsprosse, zunächst noch ohne Scheitelzelle, und setzen ihr weiteres Wachstum mit oder auch ohne Scheitelzelle fort.

Bei der S. Kraussiana sind die nach den ersten kommenden Verzweigungen keine echten, sondern modifizierte dichotomische, welche in der Weise vor sich gehen, wie es Treub für S. Martensii ausführlich dargelegt hat. Das Scheitelwachstum fand ich mit dreiseitiger Scheitelzelle vor sich gehend, jedoch schien auch ein solches mit zweiseitiger nicht zu fehlen. Es ist aber sicher, daß bei dieser Pflanze namentlich an älteren Zweigen, so z. B. an den Ährenästen, auch ein Wachstum mit Initialen angetroffen werden kann.

Zusammenfassende Schlußbemerkungen.

Die hier dargelegten Beispiele von embryonaler Entwicklung bei Selaginellen sind unverkennbar die zweier verschiedener Typen, welche durch die Ursprungsstelle des ersten Keimwurzelträgers charakterisiert werden. Bei dem S. Martensii-Typus treibt der erste Wurzelträger zwischen Fuß und Embryoträger oder, vom Sproßpol aus gesehen, unterhalb des Embryoträgers (hinter demselben) hervor, so daß also bei den in dem Prothallium tätigen Saugorganen der Embryoträger und der Fuß zwischen Hypokotyl und Wurzelträger angeordnet erscheinen.

Bei dem zweiten, dem S. Poulteri- oder S. Kraussiana-Typus, entspringt der erste Keimwurzelträger über Embryoträger und Fuß. Beide Organe befinden sich unterhalb des Hypokotyls und des Wurzelträgers. Letztere haben also keine anderen Organe zwischen sich.

Zu dem Sel. Martensii-Typus kann wegen der gleichen Anordnung der Organe am Embryo auch S. spinulosa A. Br. zählen. Diese beiden sich im übrigen sehr fern stehenden Arten sind aufstrebende, die dem anderen Typus angehörenden kriechende Formen dieser Gattung. Es wäre aber verfehlt, hieraus den Schluß zu ziehen, daß

die beiden nach ganz äußerlichen Merkmalen benannten Gruppen auch die typischen Unterschiede in der Anordnung der Organe an ihren Embryonen zeigen müßten. Die beiden europäischen Arten S. helvetica und S. denticulata sind auch kriechende Formen, aber, wie ich an ihren jungen Keimpflanzen feststellen konnte, welche ich an ihrem Standorte aus dem Boden grub, sitzt bei beiden Arten der Embryoträger zwischen Hypokotyl und erstem Keimwurzelträger, wie bei S. spinulosa und Martensii, sie sind also nach der Anordnung ihrer Organe am Embryo dem S. Martensii-Typus zuzuzählen. Vielleicht ist auch die letzterem Typus entsprechende Anordnung die gebräuchlichere, und die andere, welche der am Lycopodium-Embryo gleicht, die weniger häufige in der Gattung Selaginella und nur der Gruppe der Articulatae eigen, welcher S. Poulteri und S. Kraussiana zugehören. Weitere Untersuchungen nur können darüber Aufschluß bringen.

Eine Vergleichung der bis jetzt bekannten Keimesentwicklung der wenigen Arten dieser Gattung zeigt neben dem übereinstimmenden Verlaufe bei zwei Arten doch im übrigen auffallende Verschiedenheiten.

Die ersten Entwicklungsstadien sind bei allen gleich verlaufend, so die erste Eiteilung im Archegonium, die Gewinnung des Embryoträgers aus der dem Archegoniumhalse zugekehrten Eihälfte und die der Mutterzelle des eigentlichen Embryos aus der ihm abgewendeten. Auch in der nächsten Fächerung der Eihälfte, welche homolog denen der eigentlichen Farne auftritt und auf die Bildung von Quadranten und Oktanten abzielt, herrscht Übereinstimmung, nur ändert S. Martensii ihren Entwicklungsgang insofern, als sie vor der Zerlegung in die Oktanten durch eine eingeschaltete schiefe Wand den Sproßscheitel frühzeitig differenziert.

Die erste Querteilung des embryonalen Zellkörpers in den kotylen und den hypokotylen Teil kann auch noch bei allen übereinstimmend festgestellt werden.

Die Umlegungsweise des Sproßpols vom Embryo zeigt schon typische Verschiedenheit, sie geht durch eine einseitige Zellvermehrung am Grunde des Hypokotyls bei der einen Gruppe allmählich, bei der anderen schnell vonstatten.

Eine Zurückführung der Organe des kotylen Keimteiles, nämlich des Sproßscheitels und der beiden Keimblätter, auf bestimmte Zellen der Oktantenfragmente wird nur bei S. Martensii möglich, bei den übrigen Arten, bei welchen diese Organe später hervortreten, ist ihre Ableitung aus einzelnen Zellen unmöglich.

Für die Ausbildung eines kräftigen Hypokotyls wird bei allen Arten gesorgt, auch eine frühzeitige unterschiedliche Wachstumsweise seines Plerom- und Periblem-Meristems ist gut bemerkbar. Allein die ersten, diese Sonderung vorbereitenden Teilungen lassen sich nur bei S. Martensii und S. spinulosa ermitteln.

Die Organe des kotylen Teiles sind bei dieser Gattung die einzigen, die aus der Aufteilung der halben Eizelle direkt und unabhängig von einander abzuleiten sind, sie stellen also primäre Organe vor. Dagegen sind hier Fuß und Keimwurzelträger als seitliche Anlagen am Grunde des Embryo-Hypokotyls nicht den entsprechenden Organen der eigentlichen Farne homolog, sondern sind sekundär hinzugekommen.

Der nach dem Sporengrunde zu wachsende Fuß ist typisch. Bei der einen Abteilung ist er nur die Auftreibung der einen Hypokotylseite des Embryos, die andere behält den Embryoträger als untere Grenze, so bei S. Martensii, S. helvetica und S. denticulata. (Bei S. spinulosa kommt der Fuß nicht zur Entwicklung.) Dagegen beteiligt sich bei S. Poulteri und S. Kraussiana auch die Seite des Embryoträgers, also der ganze Hypokotylgrund an der Fußbildung, und der Embryoträger rechnet zum Fußgewebe.

Die letzten Organe des Embryos, die Wurzelträger, werden, wie oben dargelegt ist, an unterschiedlichen, für die beiden Typen charakterischen Stellen angelegt.

Die Zellanordnung am Vegetationspunkte des Embryos führt bei den meisten Arten auf ein Wachstum mit einer dreiseitigen Scheitelzelle, an deren Stelle tritt dagegen bei S. spinulosa ein solches mit Initialen.

Die erste Verzweigung ist bei allen eine dichotomische, die dann folgenden sind, mit Ausnahme derer bei S. Poulteri, modifiziert dichotomische oder falsche monopodiale.

Der Bau des Hypokotyls ist bei allen Arten radiär und mit einem einzelnen achsilen und zylindrischen Leitbündel versehen, dieses hat monarchisches, zentrales Erstlingsxylem und zentrifugale Ausbildung seiner Tracheiden, es wird ringsum von dem mehrschichtigen Siebteil umschlossen. (Auch die Hypokotyle von S. helvetica und S. denticulata haben solchen Bau.) Aus diesem Bündel entstehen schon in den ersten Verzweigungen die für die einzelnen Selaginella-Arten charakteristischen dorsiventralen Bündel. S. spinulosa behält auch in seinen Ästen radiäre Bündel bei.

Das Hypokotyl aller unserer Arten erzeugt an seinem Grunde zu beiden Seiten der Entstehungsstelle des ersten Keimwurzelträgers noch

zwei weitere derartige Gebilde, um später abzusterben. Das Hypokotyl von S. spinulosa dagegen ist ausdauernd, am Grunde mit sekundärem Meristem ausgestattet und bringt nach der exogenen Entstehung der ersten Wurzelträger endogen angelegte echte Wurzeln hervor.

Die Wurzeln, welche aus den ersten Wurzelträgern nur einzeln hervortreten, entstehen endogen, verzweigen sich dichotom und wachsen mit dreiseitiger Scheitelzelle. Ihre Oberfläche erzeugt Wurzelhaare, solche fehlen aber bei S. spinulosa.

Gotha, im Dezember 1907.

Zitierte Literatur.

1) Mettenius, Beiträge zur Botanik 1850.
2) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig 1851.
3) Pfeffer, Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella. Bot. Abhandlungen, herausg. von J. Hanstein, Bd. I, 1870.
4) Treub, Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii, Spring. Leiden 1877.
5) Heinsen, Die Makrosporen und das weibliche Prothallium von Selaginella. Flora, 1894, Bd. 78, pag. 466 u. f.
6) Arnoldi, Die Entwicklung des weiblichen Vorkeimes bei den heterosporen Lycopodien. Bot. Ztg. 1896, pag. 159 u. f.
7) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br. Gotha 1897, F. A. Perthes.
8) Fitting, Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella. Bot. Ztg. 1900.
9) Florence Lyon, A study of the sporangia and gametophytes of Selaginella apus and S. rupestris. Botanical Gazette 1901, Vol. XXXII.
10) Campbell, Studies on the gametophyte of Selaginella. Ann. of Bot. 1902, Vol. XVI, pag. 419—428.
11) Harvey-Gibson, Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus Selaginella. Part IV. The root. Ann. of Bot. 1902, Vol. XVI, pag. 449—466, m. 2 Taf.
12) Bruchmann, Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br. Flora oder Allg. bot. Ztg., Ergänzungsband 1905.
13) Campbell, The Structure and Development of Mosses and Ferns. New York and London 1905. — Studies on the gametophyte of Selaginella. Ann. of Bot., Vol. XVI, pag. 419—428.

Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen.

Von Dr. phil. **W. Bierberg**, Jena.

I. Einleitung und Geschichtliches.

Das Protoplasma vieler Pflanzen zeigt im lebenden Zustande in seiner Masse innere Strömungen, mit denen auch äußere Gestaltsveränderungen verbunden sein können.

Wir wollen hier ganz absehen von denjenigen Bewegungen im Pflanzenreiche, die eine Ortsveränderung bedingen und uns nur mit den Bewegungserscheinungen innerhalb der Zellen beschäftigen.

Bei diesen unterscheidet man:

1. Rotation,
2. Zirkulation.

Der Rotationsstrom folgt der Zellwandung; in den Zellen, die ihn zeigen, ist das Cytoplasma bis auf einen Wandbeleg reduziert. Der Strom beschreibt eine kreisende, in sich zurücklaufende Bahn.

Die Zirkulationsströme dagegen sind nicht auf den Wandbeleg beschränkt, sie durchsetzen auch in Strängen den Saftraum.

In keinem Falle aber nimmt die Hautschicht an der Strömung teil.

Für die Strömungserscheinung bei Chara war von ihrem Entdecker Corti bereits der Name Zirkulation gebraucht.

Schon Meyen ließ in seiner Phytotomie[1]) gegen diesen Ausdruck Bedenken laut werden und schlug statt dessen „eigentümliche kreisende Zellensaftbewegung" vor. Schultz[2]) wollte etwas früher den Ausdruck „Rotationsströmung" gebraucht wissen.

Trotzdem Schleiden[3]) alle diese Bedenken und Vorschläge kannte, und obwohl er selbst beide Typen genau unterschied, behielt er doch den gemeinsamen Namen „Zirkulation" bei. Erst später unterschied man die Phänomene als Zirkulation und Rotation[4]), von denen uns in vorliegender Arbeit hauptsächlich die letztere beschäftigen soll.

Zum ersten Male wurde, wie schon erwähnt, eine Bewegung des Zellsaftes in einigen Wasser- und Landpflanzen im Jahre 1774 von Buonaventura Corti[5]) beobachtet.

---

1) Meyen, Phytotomie, 1830, pag. 179.

2) C. H. Schultz, Die Natur der lebendigen Pflanze, Berlin 1823.

3) Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik I, 1842, pag. 258.

4) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., 1873, pag. 41.

5) Corti, Osservazioni microscopiche sulla Tremella et sulla circulatione del fluido in una pianta acquajuola. Lucca 1774, pag. 127.

Er schreibt darüber: „Io confesso ingennamente, che rimasi senza spirito allorchè cercando di ravisare la struttura di una pianta acquatica, la quale all' occhio nudo erami piacciuta assai, scoprii nei suoi rami, per mezzo del microscopio, una bellissima circolazione di fluido."

Er studierte auch schon die Abhängigkeit der Schnelligkeit der Bewegung von der Temperatur[1]) u. a. m. Ebenfalls darauf war sein Streben gerichtet, das sich bewegende Fluidum zu färben[2]). Aber die von ihm angewandten Farbstoffe schädigten oder töteten die Zellen bald ebenso wie Alkalien und Säuren[3]). Wegen dieser Mißerfolge wandte er nun vollständig indifferente Flüssigkeiten an, wie Olivenöl und Milch[4]), niemals aber hatte er, wie so oft behauptet worden ist, die Absicht, die Abhängigkeit der Bewegung vom Sauerstoff zu untersuchen. Diesen Gedanken spricht er wenigstens nicht aus, und er ist ihm auch wahrscheinlich gar nicht gekommen, da er die einmal durch Ölbehandlung sistierte Rotation im Wasser niemals wieder kommen sah.

Obwohl das Vorhandensein der Rotation kurze Zeit darauf durch F. Fontana[5]) bestätigt wurde, so geriet sie doch in unverdiente Vergessenheit. Erst am 3. Mai 1807 wurde sie von L. Treviranus[6]) wiederum gesehen.

Er kommt zu dem Schluß: „daß es[7]) ein Phänomen des Lebens sey, kann nicht bezweifelt werden, denn nur an lebenden Pflanzen nimmt man es wahr und desto mehr, je kräftiger sie sind."

Auch dem Gedanken, daß durch die Bewegung des Zellsaftes ein Stofftransport geleistet werden könnte, gibt er bereits Ausdruck.

Er sagt hierüber, als er im allgemeinen über die Bewegung des Zellsaftes spricht[8]):

„Ein schwer ins Reine zu bringender Gegenstand ist die Bewegung des Saftes im Zellgewebe. Es scheint der Natur des Organischen angemessen, daß alles darin sich fortwährend umgestalte und bewege; und es scheint, der Saft müsse gerinnen, wenn er nicht durch Bewegung ohne Unterlaß daran gehindert werde. Der Umstand

1) l. c. pag. 147.
2) l. c. pag. 155.
3) l. c. pag. 157.
4) l. c. pag. 156.
5) Fontana zit. nach Treviranus, Physiologie der Gewächse, 1835, pag. 52.
6) Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, pag. 91—95.
7) Ders., Physiologie der Gewächse, 1835, Bd. I, pag. 55.
8) Ders., Daselbst Bd. I, 1835, pag. 48—49.

ferner, daß die Organe, welche entweder Saft von außen aufnehmen, als die Narbe, die Wurzelspitzen, oder solchen geschickt machen, die Pflanze zu ernähren, als die Blattfläche, die Cotyledonen, ganz aus Zellgewebe bestehen, gibt ebenfalls zu erkennen, daß der Saft in demselben fortbewegt werden müsse, indem er sonst nicht zu den Teilen, für welche er bestimmt ist, gelangen könnte."

Von diesem Zeitpunkte an dehnten sich die Beobachtungen immer mehr auf andere Objekte aus.

Der Engländer Slack[1]) beobachtete z. B. die Strömung bei Nitella flexilis und Hydrocharis morsus ranae. Ihm folgte Meyen[2]), der sie beobachtete bei Vallisneria, Stratiotes, Potamogeton und den Haaren einiger Landpflanzen, Brown[3]) in den Staubfädenhaaren von Tradescantia, Amici[4]), Agardh[5]) usw. usw.

Sehr genau sind die Untersuchungen, die Dutrochet[6]) anstellte. Er beobachtete den Einfluß chemischer, physikalischer und mechanischer Reize auf die Strömung, und er zog aus den Ergebnissen den Schluß, daß das Protoplasma der Sitz des Lebens in der Zelle sei und auch der Sitz der aktiven Bewegung. Daher nannte er die Erscheinung „Protoplasmaströmung".

Vor allem aber waren es die Untersuchungen von Nägeli[7]), Velten[8]) und de Vries[9]), durch welche Protoplasmaströmungen in allen Geweben des gesamten Pflanzenreichs nachgewiesen wurden.

Genaue Angabe der älteren Literatur über Protoplasmaströmung, sowie kurzer Inhalt und Kritik derselben siehe:

1) C. H. Schultz, Die Natur der lebendigen Pflanze, Berlin 1823.

2) F. Meyen, Über die Saftbewegung in den Zellen der Pflanzen. Nova acta physico-medica Acad. C. L. C. nat. cur., Bonn 1826, Tome XIII, P. 1.

3) Ders., Phytotomie, Berlin 1830.

4) Ders., Neues System der Pflanzenphysiologie, 1838, Bd. II, Kap. IV.

---

1) Ann. scienc. nat. 1834, II. sér., T. I, pag. 193.

2) Meyen, Phytotomie, 1830, pag. 182 ff.

Ders., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Inhalt der Pflanzenzellen, Berlin 1828.

3) Brown zit. nach Eward, Protoplasmic streaming in plants, pag. 1.

4) Mem. di mat. et fisic. della Società Italiana, 1823, Tome XIX.

5) Nova acta physico-medica Acad. C. L. C. nat. cur., Bonn 1826, Tome XIII, P. 1, pag. 113 ff.

6) Ann. scienc. nat. 1838, II. sér., Tome IX, pag. 5, 65, 80.

7) Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft II, pag. 60—87.

8) Botan. Ztg. 1872, pag. 645—653.

9) Botan. Ztg. 1885, pag. 1—6, 17—26.

II. Die de Vriessche Ansicht über die Bedeutung der Protoplasmarotation und ihre heutige Stellung.

Die Beobachtungen über die weite Verbreitung der Protoplasmaströmungen im Pflanzenreich und die berühmten Grahamschen, durch Stephan[1]) berechneten Versuche über Diffusionsgeschwindigkeit, aus denen hervorgeht, daß z. B. 1 mg Chlornatrium, um sich aus einer 10 % Lösung durch Diffusion über die Länge eines Meters in Wasser fortzubewegen, 319 Tage gebraucht, Eiweiß sogar 14 Jahre, führten de Vries[2]) zu der Folgerung, „daß der Transport der organischen Baustoffe in den Pflanzen vorwiegend durch die Rotation und die Zirkulation des Protoplasma vermittelt wird".

Eine ganz andere Meinung in diesem Punkte vertritt Pfeffer[3]).

Nach ihm dürfte „innerhalb der Zellen eine genügend schnelle Mischung schon durch mechanische Beugungen, durch Temperaturschwankungen, durch Variation des Turgors, der Gewebespannung usw. herbeigeführt werden. In ausgezeichneter Weise wirken natürlich auch Protoplasmaströmungen, die aber unter normalen Verhältnissen in sehr vielen Zellen, gewöhnlich auch in den Zellen des Phloems fehlen. Somit vermögen die Pflanzen die nötige Stoffwanderung auch ohne Mithilfe auffälliger Protoplasmaströmungen zu vollbringen, die mit Unrecht von de Vries als entscheidendes Bewegungsmittel angesprochen werden."

An anderer Stelle erkennt er wenigstens für konkrete Fälle den Wert der Protoplasmaströmungen für den Stofftransport an. Er spricht dort[4]) von „Protoplasmaströmungen, durch welche in sichtbarer Weise ein sehr wirksames Fortführen und Mischen stattfindet, das für konkrete Fälle sogar notwendig sein mag, um einen ausreichenden Stoffaustausch zu erzielen."

Viel weiter geht Ida A. Keller[5]), die einer wenigstens in gewisser Weise sehr merkwürdigen Ansicht in ihrer Inaugural-Dissertation Ausdruck gibt.

Nach ihrer Meinung ist: „Die im Pflanzenreich vorkommende Protoplasmaströmung meist (!) keine normale Erscheinung, sondern muß als Symptom des Absterbens aufgefaßt werden; sie tritt demnach erst

1) Sitzungsber. d. Kgl. Wiener Akad. 1879, Bd. LXXIX, II. Abt., pag. 214 (zit. nach de Vries).

2) de Vries l. c., pag. 3.

3) Pfeffer, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. I, pag. 602—603.

4) l. c. II. Auflage, Bd. I, pag. 109.

5) Ida A. Keller, Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. Inaug.-Diss., Zürich 1890.

infolge pathologischer Zustände auf und steht nicht im Zusammenhang mit der normalen Lebenstätigkeit".

Sie glaubte, diesen Schluß aus den Ergebnissen ihrer Versuche mit zahlreichen Pflanzen ziehen zu dürfen, denn diese Untersuchungen hatten gezeigt, daß die Protoplasmarotation in intakten Pflanzen keine so allgemeine Verbreitung besitzt, als von de Vries u. a. angenommen wurde.

Auch Hauptfleisch[1]) kommt bei seinen Untersuchungen zu demselben Schluß, und da auch nach Strasburgers Untersuchungen[2]) die Strömungserscheinungen des Protoplasma in den Leitbahnen des Phloems meistenteils fehlen, so zieht Kretzschmar[3]) daraus den Schluß, daß die de Vriessche Theorie über den Stofftransport durch die Protoplasmarotation hinfällig geworden sei. „Wo sie (d. h. Protoplasmaströmungen) vorhanden sind, kommen sie nur für die schnelle Verbreitung der Stoffe innerhalb der Zelle in Betracht. Die Diskussionen von Kienitz-Gerloff, der für die de Vriessche Theorie eintritt, ändern nichts an der Sachlage."

Kienitz-Gerloff[4]) nämlich glaubt, daß die von ihm entdeckten Protoplasmazellverbindungen den schon durch die Rotation beschleunigten Stofftransport ganz erheblich erleichtern. Er wendet sich daher besonders gegen die Meinung von Ida A. Keller, die im Grunde genommen auf das genaue Gegenteil von dem hinausläuft, was de Vries in der Bewegung sah. Denn während er die Bewegung für ein Zeichen reger Lebenstätigkeit hält, faßt Ida A. Keller sie als Symptom des Absterbens auf. Kienitz-Gerloff äußert sich hierüber[5]): „Nach ihr (I. A. Keller) ist die Protoplasmaströmung ein Symptom des Absterbens und tritt erst infolge pathologischer Zustände auf. Diese letztere Ansicht überhaupt zu diskutieren, unterlasse ich hier, denn sie steht zu den allgemein bekannten Erscheinungen in so schreiendem Widerspruch, daß kein Einsichtiger sich ihr anzuschließen vermöchte[6])."

---

1) Hauptfleisch, Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik 1892, Bd. XXIV, pag. 180.

2) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891, pag. 363.

3) Kretzschmar, Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik, 1904, Bd. XXXIX, pag. 275.

4) Kienitz-Gerloff, Botan. Ztg. 1893, pag. 37.

5) l. c. pag. 37.

6) Zusammenstellung, besonders der neueren Literatur über die Frage der Protoplasmaströmung bis zum Jahre 1904 vergl.: Kretzschmar, Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz. Pringsheims Jahrbücher für wissensch. Botanik 1904, Bd. XXXIX, pag. 273—304.

Wenn ich auch in einzelnen Punkten durch meine Untersuchungen mit vielen Wasser- und Landpflanzen zu vollständig anderen Resultaten gekommen bin wie Ida A. Keller, so halte ich doch ein derart allgemein absprechendes Urteil über ihre Schlußfolgerung nicht am Platze.

Keineswegs bei allen Objekten, an welchen von de Vries, Kienitz-Gerloff u. a. m. Protoplasmarotation beobachtet wurde, z. B. bei Elodea, Hydrocharis morsus ranae (mit Ausnahme der Wurzelhaare), den Blättern von Vallisneria u. a. m., ist dies eine normale Erscheinung, sondern, wie Ida A. Keller sagt, eine pathologische; damit darf meines Erachtens aber nicht gesagt werden, daß sie nicht doch für die Pflanze von großer Bedeutung sein kann und keineswegs für ein Zeichen des Absterbens gehalten zu werden braucht.

III. Experimenteller Nachweis des Stofftransportes durch die Protoplasmarotation.

Der schon von älteren Forschern ausgesprochenen, von de Vries aus seinen Diffusionsversuchen abgeleiteten Ansicht, daß den Plasmaströmungen eine hervorragende Bedeutung bei dem Stofftransport zukomme, fehlt noch, so viel an Wahrscheinlichkeit sie für sich hat, zur Zeit eine ausreichende Begründung, was ja deutlich daraus hervorgeht, daß etliche Forscher sich der de Vriesschen Ansicht nicht anzuschließen vermochten. Genügende Beweise können nur auf experimentellem Wege gefunden werden.

Bei diesem Nachweise dienten der Hauptsache nach als Versuchsobjekte:

Hydrocharis morsus ranae L., Stratiotes aloides L., Vallisneria spiralis L. (Blatt- und Blütenstiel), Elodea densa und E. canadensis Rich., Hydrilla verticillata Casp., Limnobium spongia, Trianea bogotensis Karst., Butomus umbellatus L., Alisma natans L., Potamogeton crispus L., Ruppia occidentalis L., Aponogeton distachyus, Callitriche vernalis L., Trapa natans L., Chara foetida A. Br., Chara fragilis Desv., Nitella flexilis Ag., Phycomyces nitens Kze.

Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß zunächst ein schmaler Streifen der Blätter, resp. der Internodien oder Fragmente mit einer dicken Fettschicht umgeben wurde, nachdem vorher das anhaftende Wasser mit Filtrierpapier möglichst abgesogen war. Sodann wurde der eingefettete Streifen mit einem schmalen, rechteckigen Deckglase bedeckt, und da die Fettschicht genügend dick gewählt war, genügte ein ganz leichter Druck, um den Raum zwischen Deckglas und Objektträger vollständig mit Fett auszufüllen. Da auch der Objekt-

träger in seiner ganzen Breite, der Breite des Deckglases entsprechend, gut eingefettet wurde, so war ein Zusammenfließen der auf die beiden Seiten des Objektträgers gebrachten Flüssigkeiten ausgeschlossen.

Als Fett diente meistens gelbe Vaseline, in einigen Fällen auch Olivenöl.

Die eine Seite des Blattes oder Stengelstückes wurde nun mit Wasser und die andere mit einer derartigen Flüssigkeit reichlich benetzt, die das Plasma nicht schädigt und dabei leicht und sicher auf der anderen Seite im Gewebe nachgewiesen werden konnte.

Es lag nahe, zum Nachweise des Stofftransportes durch die Rotation zunächst Farbstoffe in einer für die Pflanzen unschädlichen Verdünnung zu benutzen.

Ich gebrauchte zu diesem Zwecke hauptsächlich die von Pfeffer[1]) verwendete 0,0008 $^0/_0$ige Methylenblaulösung, die den Zellsaft anfänglich gleichmäßig blau färbt und später in ihm einen Niederschlag hervorruft, der aber der Protoplasmarotation nicht hinderlich ist.

Hierbei machte ich die Beobachtung, daß der Farbstoff nur in denjenigen Teil des Versuchsobjektes, mit welchem er direkt in Verbindung steht, leicht eindringt und trotz großer Speicherung der Rotation nicht hinderlich war. Aber eine Fortführung in die angrenzenden Zellen konnte ich nicht beobachten.

Bei den Charen und den Haaren einiger Landpflanzen gestalten sich die Verhältnisse anders.

Nur die Hautschichten der ganz jungen Chara- oder Nitella-Internodialzellen sind für den Farbstoff durchlässig, und es findet auch hier im Zellsaft eine ziemlich starke Speicherung statt, wodurch die Rotation aber keineswegs gehemmt wird.

In die ganz alten Internodien drang der Farbstoff nur schwer ein. Oft konnte ich dann beobachten, wie kleine Farbstoffklumpen von dem Protoplasmastrome mitgeführt wurden und allmählich färbte sich die ganze Zelle.

Sämtliche dazwischen liegenden Altersstadien nehmen nichts auf. Selbst nach wochenlanger Einwirkung war im Zellsaft dieser Internodien keine Färbung zu beobachten, auch von einem Niederschlag fehlte jede Spur.

Erst wenn diese Internodien in der Farbstofflösung abstarben, färbte sich dann schnell die ganze Zelle intensiv blau.

---

1) Pfeffer, Aufnahme von Anilinfarben. Untersuchungen aus d. Tübinger Institut, Bd. II, pag. 186 ff.

Analoge Ergebnisse lieferten die Objekte, die mit Fuchsinrot, Fuchsinjodgrün, Bismarckbraun usw. behandelt waren.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß diese Farbstoffe nicht von Zelle zu Zelle wandern, auch nicht, wenn sie in unmittelbar benachbarten Zellen ziemlich stark gespeichert werden.

Es ergibt sich ferner die bemerkenswerte Tatsache, daß ausgebildete, lebenskräftige Internodialzellen von Chara und Nitella Farbstoffe nicht aufnehmen.

Es handelte sich nun darum, nach Stoffen zu suchen, die von Zelle zu Zelle weitergeführt werden. Als besonders geeignet erwiesen sich:

1. 1—2 $^0/_0$ ige Kalisalpeterlösung;
2. $^1/_2$—1 $^0/_0$ ige Lösung von Lithiumkarbonat;
3. $1^1/_2$ $^0/_0$ ige Lösung von Chlornatrium.

Der chemische Nachweis[1]) dieser Stoffe ist bekanntlich leicht zu erbringen und zwar:

1. gibt Kalisalpeter mit Diphenylaminschwefelsäure eine tiefblaue Färbung.

Die Reaktionen konnten als sicher angesehen werden, da die Versuchspflanze ursprünglich mit Diphenylaminschwefelsäure keine Blaufärbung ergab, also diejenigen Oxydationsmittel, die außer Salpeter mit diesem Reagens Blaufärbung ergeben, nicht in der Pflanze vorhanden waren.

Zahlreiche Pflanzen zeigten schon vor dem Versuche einen Gehalt an Salpeter, doch war dieser leicht durch Kultur bei Zutritt von Sonnenlicht nach einigen Tagen zu beseitigen.

Ein anderes Reagens auf Salpeter bildete Cinchonaminum sulfuricum, das im Innern der Zellen, wenn Salpeter zugegen ist, zu kleinen Prismen kristallisiert.

2. Lithiumkarbonat ist im Spektroskop an der charakteristischen roten Linie α zwischen B und C bei 31 und den vier dicht beieinander liegenden dunkelgelben Linien β zwischen C und D bei 44 zu erkennen.

3. Thalliumsulfat bildet bei Gegenwart von Chlornatrium im Innern der Zelle kleine, in Wasser sehr schwer lösliche Kristalle.

Es wurden nun eine große Anzahl von Präparaten von den Versuchspflanzen in der oben angegebenen Weise angefertigt.

Sodann wurden beide überstehende Seiten reichlich mit Wasser benetzt, und nun blieb das Präparat so lange liegen, bis infolge der Verletzung Protoplasmarotation im ganzen Präparat sich eingestellt hatte.

---

1) Zimmermann, Botanische Mikrotechnik.

War dies der Fall, so wurde auf einer Seite mittels Filtrierpapier das Wasser wieder abgesogen und dafür eine von den genannten Lösungen hinzugesetzt.

Alle halbe Stunde wurde von jeder Versuchsreihe ein Präparat gut ausgewässert und in schmale Streifen zerschnitten, die nun der Reihe nach in der schon angegebenen Weise auf die Versuchslösungen hin untersucht wurden.

Die Resultate waren hier wesentlich andere als bei den Farbstofflösungen.

Der Transport der betreffenden Substanz war in verhältnismäßig kurzer Zeit durch das ganze Präparat bewerkstelligt mit Ausnahme von Chara und Nitella.

Es zeigte sich, daß auch diese Stoffe in den lebenskräftigsten Internodialzellen der Characeen, wenn auch nicht vollständig fehlten, so doch nur spärlich vorhanden waren.

Aber bei den Blättern von Elodea, Vallisneria u. a. m. gelang der Nachweis des Transportes durch die Rotation vollkommen, und zwar ergab sich, daß z. B. bei einem Blatt von Elodea densa, das auf eine Länge von 2 mm von der Versuchsflüssigkeit benetzt war, nach Verlauf von 210—280 Minuten die Flüssigkeit ein 2 cm langes Stück durchwandert hatte.

Durch eine ebenso lange Strecke wurde die Versuchslösung bei Vallisneria in etwas längerer Zeit, etwa 270—310 Minuten transportiert.

Der Grund hierfür ist darin zu suchen, daß im allgemeinen die Rotation bei Vallisneria überhaupt eine Kleinigkeit langsamer ist als bei Elodea.

Individuelle Unterschiede waren natürlich hier zu bemerken. Doch war dies zu erwarten, da ja auch in der Schnelligkeit der Protoplasmabewegung derartige individuelle Verschiedenheiten zutage treten.

Andererseits aber war hier sehr schön die Abhängigkeit der Schnelligkeit der Protoplasmarotation vom Licht und von der Temperatur des umgebenden Mediums zu beobachten.

Zwischen dunkel und hell gehaltenen Präparaten war allerdings der Unterschied in der Schnelligkeit des Stofftransportes sehr gering, und zwar ging er im Dunkeln etwas langsamer vor sich.

Bedeutend mehr war die Schnelligkeit von der Temperatur des umgebenden Mediums abhängig.

Wenn wir von individuellen Unterschieden, die sich natürlich auch hier bemerkbar machen, absehen, so wurde die Schnelligkeit des Stoff-

transportes mit steigender Temperatur immer größer, bis schließlich das Maximum erreicht war.

Dieses Maximum liegt nach Velten[1]) für

Elodea bei 38,7° C, für
Vallisneria bei 45,0° C.

Bei diesen Temperaturen wurde ein 2 cm langes Elodea densa-Blatt unter sonst gleichen Versuchsbedingungen bereits in 180 bis 210 Minuten durchwandert und ein gleich langes Stück eines Blattes von Vallisneria spiralis in 200—240 Minuten.

Die Beschleunigung des Stofftransports durch die Protoplasmarotation kann naturgemäß durch diese Experimente nur dann als erwiesen gelten, wenn der Transport durch ein gleich langes, möglichst gleichartiges Stück derselben Pflanzen durch alleinige Diffusion eine bedeutend längere Zeit in Anspruch nimmt.

Zu diesem Zwecke mußte durch gleichzeitige Einwirkung von Äther und Dunkelheit die durch Verletzung in den Präparaten hervorgerufene Rotation sistiert werden.

Um dies zu erreichen, wurden die Objekte in der erwähnten Weise in Fett eingebettet und die beiden überstehenden Seiten mit reinem Wasser benetzt.

Diese Präparate legte ich dann über ein Gefäß, das etwa 100 ccm $^1/_4$—$^1/_2$ $^0/_0$iges Ätherwasser enthielt. Das ganze kam unter eine mit einem Fett- und Wachsgemisch auf einer Glasplatte festgekittete Glasglocke. Der ganze Apparat blieb sodann 12—20 Stunden verdunkelt.

Nach Ablauf dieser Zeit nahm ich die Präparate heraus und untersuchte sie möglichst schnell unter dem Mikroskop. In sämtlichen Fällen war die Protoplasmarotation zum Stillstand gekommen. Sodann saugte ich auf der einen Seite das Wasser mittels Filtrierpapier ab und ersetzte es durch einige Tropfen von einer der drei angeführten Versuchsflüssigkeiten. Dann wurden die Präparate wiederum in die Ätheratmosphäre hineingelegt und verdunkelt.

Diese kurze Behandlung des Präparats am Licht genügte nicht zur Wiederherstellung der Protoplasmarotation. Hierzu wäre, wie einige Versuche ergaben, eine etwa 10 Minuten dauernde Belichtung notwendig gewesen.

Nach Ablauf von einer Stunde entnahm ich alle 30 Minuten ein Präparat jeder Versuchsreihe, entwässerte und zerschnitt es in schmale Streifen.

---

1) Velten, Flora 1876, pag. 177.

Die Untersuchung zeigte, daß der Stofftransport durch bloße Diffusion in 2 Stunden bei einem Elodeablatte erst einen Weg von 4 mm und bei einem Blattstück von Vallisneria einen solchen von 3 mm zurückgelegt hatte. Nach abermals 2 Stunden hatte sich der Weg ungefähr verdoppelt.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß der Stofftransport durch ein 2 cm langes Objekt stattfindet bei:

	Protoplasmarotation	Diffusion	Beschleunigung durch Protoplasmarotation
Elodea . .	190 Min.	600 Min.	3,15
Vallisneria	220 „	800 „	3,63

Wurden einige ätherisierte Präparate längere Zeit belichtet, so daß die Protoplasmarotation eintreten konnte, so erfolgte der Stofftransport durch das ganze 2 cm lange Elodeablatt bereits in etwa 165 Minuten und durch ein gleich langes Blattstück von Vallisneria in etwa 200 Minuten. Es findet also durch Äthereinfluß eine transitorische Beschleunigung der Protoplasmarotation statt und zwar:

bei Elodea um 25 Minuten,
„ Vallisneria „ 20 „

Genaue Untersuchungen über diese Beschleunigung durch Äthereinfluß hat Josing[1]) angestellt. Er fand z. B., daß die Seitenwand einer Zelle in einem Vallisneriablatte, deren Länge 0,374 mm betrug, durchströmt wurde:

bei 20°	im Wasser	in 24	Sekunden
in 1/8 %	Ätherwasser	„ 20	„
„ 1/4 %	„	„ 19	„
„ 1/2 %	„	„ 20	„
„ 1 %	„	„ 22	„
„ 2 %	„	„ 27	„
„ 4 %	„	trat baldiger Stillstand ein.	

Die Messungen an Elodeablättern führten zu demselben Allgemeinergebnis.

Blicken wir noch einmal auf die bisherige Versuchsreihe zurück.

Wir haben gesehen, daß ein Fortführen von Farbstoffen durch die Protoplasmarotation von Zelle zu Zelle nicht stattfindet; wohl aber werden niedrig molekular gebaute Stoffe, wie z. B. Kalisalpeter, Lithium-

1) Josing, Pringsheims Jahrbuch f. wissensch. Botanik 1901, Bd. XXXVI, pag. 204.

karbonat, Thalliumsulfat u. a., mitgeführt und zwar 3—4 mal schneller, als alleinige Diffusion sie fortzuleiten vermöchte (s. Tabelle S. 63).

Ferner sahen wir, daß lebenskräftige Internodialzellen von Chara und Nitella weder Farbstoffe noch niedrig molekular gebaute Stoffe durch ihre Oberfläche in nachweisbarer Menge in sich aufzunehmen vermögen.

IV. Andere Beweise für die Bedeutung der Protoplasmabewegung für den Stofftransport.

Einige indirekte Beweise für die Bedeutung der Protoplasmabewegung für den Stofftransport finden wir bereits in der Literatur verzeichnet.

So fand z. B. Strasburger[1]), daß in einem durchschnittenen Faden von Vaucheria alle Protoplasmaströmchen mit kleinen Stärkekörnern beladen zur Wundstelle eilen und sie auf diese Weise wieder schnell verschließen.

Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Spirogyra. Es fand hier Pringsheim[2]), daß die einzelnen Protoplasmafäden derart gegen das Wandplasma stoßen, daß ihre Enden jedesmal auf ein Stärkekorn treffen, und Strasburger[3]) beobachtete, wie das Material zur Bildung einer neuen Querwand bei der Zellteilung durch Protoplasmaströmchen herbeigeschafft wurde.

Wortmann[4]) sieht in dem Stärketransport bei der geotropischen Reizbewegung eine Stütze der de Vriesschen Theorie, und zu demselben Schlusse kommt Schröter[5]) durch seine Untersuchungen mit Mucorineen. Aus diesen geht nämlich hervor, daß immer an derjenigen Stelle die Protoplasmaströmung die größte Schnelligkeit erreicht, wo das lebhafteste Wachstum stattfindet.

V. Korrelationen zwischen der Ausbildung der Leitungsbahnen und des Wurzelsystems einerseits und der Protoplasmarotation andererseits.

Der anatomische Bau der submersen Gewächse zeigt dem der Landpflanzen gegenüber eine bedeutende Vereinfachung. Letztere besitzen ein gut ausgebildetes und weit verzweigtes Gefäßbündelsystem,

1) Strasburger, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften 1876, Bd. X, Heft IV, pag. 417.

2) Pringsheim, Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. X, pag. 328.

3) Strasburger, Bau und Wachstum der Zellhäute, pag. 83.

4) Wortmann, Botanischer Jahresbericht 1887, p. 226 f.

5) Schröter, Flora 1905, Ergänzungsband, pag. 1—30.

durch welches sie die Nährsalze aus den Wurzeln selbst in die entferntesten Teile leicht transportieren können.

Ganz andere Verhältnisse aber finden wir bei submersen Gewächsen.

Unter ihnen gibt es Pflanzen, welche Gefäßbündel nur in stark reduziertem Zustande besitzen, und andere, bei denen sie vollständig rückgebildet sind. An ihre Stelle ist dann meistenteils ein System von Interzellularkanälen getreten.

Es finden sich sogar Pflanzen, die auch dieser gänzlich entbehren oder doch nur einen einzigen größeren Interzellularkanal führen zur Förderung des Blutungssaftes, der in Entwicklung begriffene Teile mit anorganischen und organischen Nahrungsstoffen versorgt[1]).

Bei denjenigen Pflanzen, die rings von Wasser umgeben sind, aus dem sie die Nahrungsstoffe mit ihrer ganzen Oberfläche aufzunehmen vermögen, konnte die Ausbildung eines besonderen Leitungssystems unterbleiben; auch das Verschwinden der Wurzeln bei gewissen Arten wird in diesem Zusammenhange verständlich.

Es ist zu erwarten, daß bei den submersen Gewächsen, welche ihr Leitungssystem bis auf einen einzigen Interzellularkanal zurückgebildet haben oder denen selbst dieser fehlt, ein Ersatz hierfür vorhanden sein wird. Als solcher ist die Protoplasmarotation zu betrachten. Ist aber andererseits bei derartig einfachem Bau der Leitungswege die Möglichkeit der Nahrungsaufnahme mit der ganzen Oberfläche in hinreichender Weise gewährleistet, so stellt sich im Notfall, d. h. wenn aus irgend einem Grunde ein größerer Stoffverbrauch erforderlich ist, zur Unterstützung der Stoffbeförderung die Protoplasmarotation ein.

Zur Ernährung der jugendlichen Teile bedienen sich die submersen Wasserpflanzen allerdings meist eines anderen Hilfsmittels als der Protoplasmarotation; sie legen nämlich in diesem Falle unter dem Vegetationspunkte im Procambialstrang Ring- und Spiralgefäße an, die sich aber später bei der Streckung der Internodien durch Resorption der Wände in einen Interzellularkanal verwandeln. Dies finden wir z. B. bei Elodea.

Auf einen Zusammenhang zwischen der Protoplasmarotation und dem Fehlen der Gefäßbündel ist meines Wissens bisher zweimal in der Literatur hingewiesen worden, und zwar beziehen sich diese beiden Angaben nur auf die Characeen.

---

1) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891, pag. 930.

Des großen Interesses wegen, welches diese Angaben für den Inhalt dieser Arbeit haben, wollen wir uns etwas genauer mit ihnen beschäftigen.

Zum ersten Male begegnen wir dieser Ansicht bei Carl Heinrich Schultz[1]) im Jahre 1823.

Nachdem er die „Betrachtungen über die Natur dieser Erscheinungen" bei den Charen zusammengestellt und auseinandergesetzt hat, daß diese „Saftbewegung" mit dem „Ernährungs- und Bildungsprozeß" der höheren Pflanzen auch nicht die entfernteste Ähnlichkeit hat, fährt er fort[2]):

„Es fragt sich also, welche Bedeutung dieser Kreislauf des Saftes in den Charen an und für sich hat und wie sich der Lebensprozeß derselben überhaupt zu dem in den höheren Pflanzen verhalte."

„Vergleicht man zunächst den Bau der Charen mit dem der höheren Pflanzen, so findet man, daß der größte Teil der Gebilde höherer Pflanzen und namentlich die Spiralgefäße und das Zellgewebe mit allen seinen Modifikationen den Charen durchaus fehlt. Bei den Charen finden sich in den Wurzeln nur die einfachen Saftschläuche, welche im Stamm mit einer, aus ebenso einfachen Röhren gebildeten Haut umkleidet sind, die indessen so unwesentlich ist, daß sie nach und nach naturgemäß abfault und wieder die einfachen Röhren zurückläßt. In diesen allein kann also eine Saftbewegung vor sich gehen . . . ."

„Alle Verrichtungen, welche in den höheren Pflanzen von verschiedenen Systemen vollbracht werden, finden sich hier einzig und allein auf eine höchst bewunderungswürdige Art in dem einen System des Kreislaufs vereinigt, und diese Vereinigung so vieler Verrichtungen machte die ebenso große als einfache Abänderung in dem Bau der Pflanze und der Natur ihrer Säftebewegung nötig . . . ."

In der folgenden Zeit scheint dieser Gedanke wieder vollständig verloren gegangen zu sein, wenigstens m. E. nach ist er in der Literatur bis auf Hörmann[3]) nicht wieder erwähnt. Dieser sagt:

„Es läßt sich vor allem leicht zeigen, daß Stofftransporte zwischen entlegenen Punkten überhaupt stattfinden müssen. Das erweist schon die Tatsache, daß die Characeen ein Wurzelsystem besitzen, dem man nicht bloß die Fixierung der Pflanze an einen Standpunkt, sondern auch

---

1) C. H. Schultz, Die Natur der lebendigen Pflanze, Berlin 1823.

2) Ders., l. c. pag. 374.

3) Hörmann, Die Kontinuität der Atomverkettung.

Ders., Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen, 1898, pag. 4 u. 5.

die spezifische Wurzelfunktion der Beschaffung gewisser für die Pflanze notwendiger Nährstoffe aus dem Boden zuschreiben muß.“ . . . .

„Ganz dieselbe Betrachtung gilt auch für die Stoffzufuhr zu den einzelnen Sproßgipfeln, und wir können in der Tat annehmen, daß, nachdem der Diffusionseffekt in der Zeiteinheit der Größe des diffundierenden Querschnitts proportional ist, bei der enormen Langsamkeit des Stofftransportes durch Diffusion, diese letztere in der Nitellazelle nur äußerst geringfügige Wirkungen hervorrufen kann. Das ist aber um so auffallender, als die Characeen eines spezifischen Leitungssystems gänzlich ermangeln. Wir dürfen daher wenigstens für die Characeen die de Vriessche Auffassung von der Bedeutung der Protoplasmaströmungen als eines vorzüglichen Mittels für Stoffmischung und Stofftransport beibehalten . . . .“

Daß das Rhizoidensystem der Charen nicht nur zur Befestigung der Pflanzen dient, sondern auch eine ganz erhebliche Rolle bei der Stoffaufnahme aus dem Substrat spielt, zeigten folgende Versuche.

Gleich große Pflanzen mit Rhizoidensystem und solche, die des Rhizoidensystems beraubt waren, wurden in eine 0,0008 %ige Methylenblaulösung gelegt. Bereits nach 2 Stunden war ein sehr großer Unterschied zu bemerken.

Bei den Charen mit Rhizoidensystem waren bis auf die ganz nach der Spitze zu liegenden alle Internodien gefärbt, während bei den Charen ohne Rhizoidensystem dies nicht der Fall war.

In einem weiteren Versuche wurde in Charen mit Rhizoidensystem durch gleichzeitige Einwirkung von Dunkelheit und $^1/_2$ % Äther die Protoplasmarotation zum Stillstand gebracht.

Nachdem die Sistierung eingetreten war, kamen die Pflanzen in 0,0008 %ige Methylenblaulösung, der ebenfalls $^1/_2$ % Äther zugesetzt war, und es wurde wiederum verdunkelt, um ein Wiederbeginnen der Rotation zu verhindern.

Gleichzeitig brachte ich nicht narkotisierte Pflanzen ohne Wurzelsystem in Methylenblaulösung ohne Ätherzusatz und stellte sie dunkel.

Selbst nach zwei Stunden war bei dieser Versuchsanordnung kein Unterschied in der Färbung zwischen den Pflanzen mit und ohne Wurzelsystem zu erkennen.

Zu analogen Ergebnissen führten die auf ebendieselbe Weise angestellten Versuche mit 2 % Kalisalpeterlösung.

In den Charen mit Rhizoidensystem war bereits nach 80—100 Minuten in der ganzen Pflanze eine Speicherung von Salpeter nachzu-

weisen, während dies in denjenigen Pflanzen, welche keine Rhizoiden besaßen, nicht möglich war.

Waren aber die Pflanzen mit Rhizoidsystem narkotisiert, so war auch in ihnen nach 100 Minuten ein Nachweis von Salpeter kaum oder gar nicht möglich.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die Rhizoiden der Charen tatsächlich nicht nur die Funktion der Fixierung der Pflanze im Substrat, sondern auch ganz wesentlich die Funktion der Beschaffung gewisser für die Pflanze notwendiger Nährstoffe aus dem Boden zu erfüllen haben.

Ferner aber folgt hieraus, daß die Charen nach Beraubung ihres Rhizoidensystems nur sehr schwer imstande sind, Nahrungsstoffe aufzunehmen, weil eben die Hautschicht, wie auch schon aus früheren Versuchen hervorging, von den lebenskräftigsten Organen nur schwer permeabel ist.

Wie schon gesagt, beziehen sich diese Vermutungen eines Zusammenhanges zwischen der Ausbildung des Leitungssystems und der Protoplasmarotation nur auf die Characeen.

Durch vergleichende Untersuchungen mit zahlreichen Wasser- und Landpflanzen kommen wir aber zu dem Schluß, daß wir diese Betrachtungsweise über alle Pflanzen ausdehnen dürfen, d. h. daß die Protoplasmarotation den vollständigen Mangel der Gefäße und der Interzellularkanäle ersetzt und die Arbeit der Leitbahnen unterstützt, falls aus irgend einem Grunde ein größerer Stofftransport erforderlich ist, als die Leitbahnen normalerweise zu leisten brauchen.

Wir finden daher ausgeprägte Protoplasmarotation normalerweise z. B. bei Hydrocharis morsus ranae nur in den Wurzelhaaren, während Wurzel, Stengel und Blätter sie nicht besitzen. Erst durch eine Verletzung tritt auch hier die Rotation ein.

Dieselbe Erscheinung finden wir z. B. auch bei Limnobium spongia, Trianea bogotensis u. a. m.

Wir sehen also, daß die Rotation bei den meisten Pflanzen keine normale Erscheinung ist und wir müssen uns daher hüten, die Verhältnisse, welche wir bei gereizten Pflanzen finden, direkt auf die normale Pflanze zu übertragen.

Was das Wurzelsystem betrifft, so erlangt es „an[1]) den submersen Pflanzen keine bedeutende Entwicklung, am reichlichsten noch bei solchen Pflanzen, welche eine mehr amphibische Lebensweise führen, wohingegen bei ausschließlich submersen Pflanzen, welche nicht mehr imstande sind, Landformen zu bilden, die Wurzeln sogar völlig unter-

1) Schenck, Bibliotheca botanica 1886, Heft I, pag. 57.

drückt werden können, so bei Utricularia, Aldrovandia, Ceratophyllum".

Unter Umständen können allerdings nach den Untersuchungen von Glück[1]) Utricularia, Ceratophyllum u. a. m. Rhizoiden bilden.

Bei Utricularia sind diese Rhizoiden nur auf die Blütenstandsbasis beschränkt und haben offenbar die Aufgabe, dem Blütenstand eine senkrechte Haltung zu verleihen und an der Ernährung der Pflanze teilzunehmen. Beide Funktionen aber sind bei den vorliegenden Verhältnissen für die Pflanze ohne große Bedeutung und es sind „die Rhizoiden offenbar auch in Rückbildung begriffene Organe".

Bei Ceratophyllum demersum und C. submersum haben die Rhizoiden wohl die Funktionen, die Pflanze am Untergrunde zu verankern und die Nahrungsstoffe aufzunehmen. Sie entstehen meistens in den Blattachsen, und die ihnen zukommenden Blattorgane weichen von den gewöhnlichen Laubblättern durch äußerst zarte Beschaffenheit und weißliches Aussehen ab. Die Blattprotuberanzen können ebenfalls bis auf kleine isolierte Stacheln verschwinden und das mächtige Luftkammersystem der Wasserblätter wird bei den Rhizoidblättern bis auf kleine Interzellulare reduziert.

Bei Ceratophyllum sind also, ebenso wie bei Utricularia die sonst vorliegenden Verhältnisse vollständig ausreichend.

Nun haben die Untersuchungen von Raymond Pond[2]) gezeigt, daß diejenigen Wasserpflanzen, welche regelmäßig ein Wurzelsystem besitzen, dieses zu einem normalen Fortbestehen nicht entbehren können.

Sie zeigen nämlich nur dann gutes Aussehen und Wachstum, wenn sie im Boden wurzeln, und hier bilden sie auch mit seltenen Ausnahmen Wurzelhaare.

Da es Pond außerdem gelungen ist, in den Wurzeln dieser Pflanzen einen Saftstrom nachzuweisen, der nach dem Stengel zu läuft, so bilden also diese Wurzeln nicht nur Befestigungs-, sondern auch Absorptionsorgane.

Wenn sie ohne Bodensubstrat wachsen müssen, so können sie Phosphor und Kalium nicht dem Boden entziehen, und es wird auch die Eiweißsynthese verhindert; infolgedessen kommen pathologische Erscheinungen zustande, welche eine Stärkeansammlung in der Pflanze bedingen.

---

1) Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Teil II, Kap. III und VIII.

2) R. Pond, U. S. Fish. Commission Report for 1903. Washington 1905, pag. 483—528. Zitiert nach: Botanischer Jahresbericht 1907.

Werden nun derartige Pflanzen, z. B. Elodea, Vallisneria u. a. m., ihres Wurzelsystems beraubt, so tritt als Folge dieses Eingriffs in der ganzen Pflanze Protoplasmarotation ein.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn nur ein Teil von der Pflanze abgetrennt wird, denn, wie schon von Kretzschmar festgestellt wurde, richtet sich die Ausbreitung der Protoplasmarotation nach der Schwere der Verletzung.

In diesem Falle also tritt in dem ganzen abgetrennten Stück Protoplasmarotation ein, während in der Pflanze selbst die Reizausbreitung nur eine beschränkte ist. Dies hängt wohl damit zusammen, daß der ganze abgetrennte Teil nicht nur die Wunde zu verschließen, sondern auch möglichst schnell eine neue Wurzel zu bilden hat, um durch diese sich zu befestigen und wieder Nahrungsstoffe aufnehmen zu können. Dieser letzte Umstand fällt bei der Pflanze selbst fort, denn sie hat nur nötig, die Wunde zu verschließen.

Sehen wir jetzt, wie die Verhältnisse liegen bei wurzellosen, submersen Pflanzen, wie z. B. Ceratophyllum, Aldrovandia, Utricularia u. a. m.

Bei ihnen tritt die innere Leitung zurück, indem Ceratophyllum alle Nährsalze aus dem umgebenden Wasser aufnimmt, während bei Utricularia und Aldrovandia außerdem noch die Nahrung hinzukommt, die sie durch ihre Tierfangeinrichtungen erhalten. Bei allen diesen Pflanzen braucht also ein Wurzelersatz nie stattzufinden, sondern sie haben nur nötig, die entstandene Wunde wieder zu verschließen.

Die Ansprüche, die also an die einzelnen Zellen gestellt werden, sind in einem solchen Falle wesentlich geringer als bei Pflanzen mit ausgebildetem Wurzelsystem. Da außerdem die Blätter haarförmig zerschlitzt sind, so sind die meisten Zellen imstande, ihre Nahrung selbständig aus dem umgebenden Nährwasser zu beziehen, und so sehen wir bei diesen Pflanzen eine Protoplasmarotation höchstens in einigen Zellen eintreten, sich aber niemals durch die ganze Pflanze verbreiten.

VI. Besprechung älterer biologischer Untersuchungen von dem neu gewonnenen Standpunkte aus.

Wir wollen nun versuchen, auf dem Wege vergleichend biologischer Betrachtung einige Ergebnisse früherer Untersuchungen über die Protoplasmarotation unter den Gesichtspunkt der Bedeutung der Rotation für den Stofftransport zu gruppieren.

I. Mechanische Reize.

Wie schon gesagt, ist bei vielen Pflanzen Rotation des Protoplasmas keine primäre Erscheinung, sondern man hat von den Schnittpräparaten einen falschen Schluß auf die intakte Pflanze gezogen. Wenn Hauptfleisch[1]) behauptet, daß in vielen Zellen der Blätter von Elodea, im Blattparenchym von Sagittaria sagittaefolia usw. primäre Rotation stattfinde, so beruht dies auf einem Irrtum.

Legt man nämlich die Kulturen derart an, daß die Pflanzen im Kulturgefäß selbst unter dem Mikroskop beobachtet werden können, so findet man in gesunden Zellen niemals Rotation.

Zu beachten ist hierbei, daß submerse Wasserpflanzen vollständig mit Wasser bedeckt sein müssen und daß Biegen und Berühren der Pflanzen unbedingt vermieden wird. Ferner darf nur im diffusen Lichte beobachtet werden.

Ich muß hier auf einen Widerspruch in Hauptfleischs Arbeit hinweisen. Die fraglichen Stellen lauten:

„Die primäre Strömung[2]) findet sich . . . . in sehr vielen Zellen der Blätter von Elodea canadensis . . . .“.

„Auch diese in den hier angeführten Fällen normal und unter günstigen Bedingungen auftretende Bewegung soll nach Ida A. Keller keine normale Erscheinung sein. Als einziger Grund hierfür ist dabei nur der maßgebend, daß die Strömung erst mit dem Tode erlischt . . . .“.

Einige Seiten weiter heißt es:

„An dieser Stelle[3]) mag es gleich Erwähnung finden, daß auch primäre Rotation an normalen gesunden Blättern (gemeint sind Blätter von Elodea canadensis) beobachtet werden kann. Es findet sich dieselbe in absterbenden Zellen und deren allernächster Nachbarschaft. Hier beobachtet man auch nach der Abtrennung der Blätter vom Sproß die Rotation — abgesehen von den Zellen der Mittelrippe — am ehesten; gewöhnlich ist sie auch in diesen Zellen am schnellsten.“

Hieraus geht hervor, daß Rotation in vollständig „normalen, gesunden“ Blättern doch keine primäre Erscheinung ist, sondern erst durch absterbende Zellen bedingt wird. Allerdings braucht die Strömung in absterbenden Zellen und in ihrer Umgebung nicht immer einzutreten[4]), wenn sie sich aber findet, so ist sie als pathologische Erscheinung aufzufassen.

---

1) l. c. pag. 189.
2) l. c. pag. 189.
3) l. c. pag. 195.
4) Hauptfleisch l. c., pag. 195.

Unter normalen Verhältnissen finden wir also bei Elodea, Hydrilla, Vallisneria u. a. m. keine Rotation des Protoplasma vor; die Chlorophyllkörner befinden sich in Epistrophe. Trennen wir nun einige Blätter vom Sproß ab, so treten bald in den Zellen die Chlorophyllkörner an die Seitenwände, d. h. in Apostrophe, und langsam beginnt eine bis zu ihrem Maximum immer rascher werdende Rotation.

Die Reizfortpflanzung findet nicht in allen Teilen des Blattes gleichmäßig schnell statt, sondern am raschesten in der Mittelrippe und in unmittelbarer Umgebung der verletzten Stellen selbst.

Im übrigen haben die Untersuchungen Kretzschmars[1]) gezeigt, daß die Größe des Ausbreitungsgebietes und die Schnelligkeit der Reizfortpflanzung von der Schwere der Verletzung abhängt.

Wenn ein tierischer Organismus eine Verletzung sich zugezogen hat, so bedeutet dies für ihn einen Reiz. In jedem tierischen Organismus findet daher nach der Metschnikoffschen Phagocytentheorie in der Richtung nach der Wundstelle ein Zuströmen von farblosen Blutkörperchen statt, die die Aufgabe haben, die Wunde zu verschließen und dadurch das Eindringen gefährlicher Bakterien zu verhindern.

Mutatis mutandis finden wir analoge Verhältnisse bei den Pflanzen wieder. Auch für sie bedeutet, wie wir gesehen haben, jede Verletzung einen Reiz. Auch sie sind bestrebt, diesen Reiz möglichst schnell zu überwinden und müssen daher bemüht sein, in möglichst kurzer Zeit diejenigen Stoffe nach der Wundstelle zu transportieren, welche zum Verschluß der Wunde und eventuell zur Neubildung einer Wurzel notwendig sind.

Sind einzelne Teile der Pflanze zu alt oder zu klein oder haben sie, durch ungünstige Verhältnisse gezwungen, den größeren Teil ihrer Reservestoffe aufgebraucht, so sind sie nicht imstande, den Reiz, welchen sie durch die Verletzung empfangen haben, zu überwinden und die Rotation dauert dann in ihrem fruchtlosen Bemühen bei ihnen bis zum Tode.

Haben sie aber genügend Reservestoffe aufgespeichert, so schaffen sie durch das Leitungssystem und die Rotation so viel Stoffe nach der Wunde, wie erforderlich sind, und sodann hört die Rotation allmählich wieder auf.

Aus den früher angegebenen Gründen muß naturgemäß auch die Reizdauer in der Pflanze und in dem abgetrennten Stück eine verschiedene sein. Dies ist auch in Wirklichkeit der Fall, denn nach

1) Kretzschmar l. c., pag. 296.

Kretzschmar ist die Reizwirkung in den verletzten Pflanzen etwa 1—2 Tage und im abgetrennten Stücke selbst oftmals noch nach 3 bis 6 Tagen zu beobachten.

Alle diese Resultate sind aber individuell verschieden, vor allem ist das Alter der Versuchsobjekte von großer Bedeutung. Junge, lebenskräftige Pflanzen setzen den verletzenden Einflüssen eine viel größere Widerstandskraft entgegen als dies bei älteren Objekten der Fall ist und letztere reagieren daher bedeutend schneller.

2. Abhängigkeit von der Temperatur.

Was den Einfluß der Temperatur auf die Protoplasmabewegung anbetrifft, so ist es noch ungewiß, ob die Pflanzen überhaupt noch in Temperaturen wachsen können, in welchen Bewegungserscheinungen des Protoplasma nicht mehr zustande kommen. Die Grenzwerte liegen noch nicht fest; das ist aber sicher, daß sowohl Wachstums- wie Protoplasmabewegungen eine gewisse Zeit lang in supramaximaler und inframinimaler Temperatur fortbestehen können. Im allgemeinen scheint das Maximum der Bewegung höher zu liegen als das des Wachstums[1]), aber es ist dabei zu bemerken, daß die 3 Kardinalpunkte: Minimum, Optimum, Maximum überhaupt nicht ganz festgelegt werden können, da sie selbst innerhalb derselben Spezies schwanken, und zwar je nach den Bedingungen, unter welchen die Pflanzen aufgewachsen sind[2]).

Sehen wir von diesen Unterschieden ab, so liegen z. B.

	Minimum	Optimum	Maximum
bei Chara foetida	0° C	38,1° C	42,8° C
„ Vallisn. spiralis	0—1° „	38,7° „	45,0° „
„ Elodea canadensis	0° „	36,2° „	38,7° „

Die Empfindlichkeit gegen Temperatureinflüsse wird durch die Einwirkung von Äther oder Chloroform herabgesetzt.

Werden diese Narkotisierungsmittel nicht angewandt, so sind auf schon vorhandene Protoplasmaströmungen plötzliche Temperaturschwankungen allerdings fast ohne Bedeutung, wohl aber sind diese Schwankungen für normale Objekte Reize[3]). Wenn also überhaupt in der Versuchspflanze durch einen Reiz Protoplasmaströmung hervorgerufen werden kann, so geschieht es auch durch Temperaturschwankungen. Er ruft z. B. eine plötzliche Temperaturerhöhung oder -erniedrigung um 10—20° C vorher nicht vorhandene Rotation in den Blattzellen

1) Pfeffer, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 1904, Bd. II, pag. 764.
2) Clark, Botanischer Jahresbericht 1892, pag. 522.
3) Hauptfleisch l. c., pag. 209.

von Elodea, Hydrilla, Vallisneria u. a. m. hervor, und zwar tritt sie um so schneller auf, je größer die Temperaturdifferenz ist[1]).

Ganz anders liegen die Verhältnisse, wenn die Temperatur langsam steigt. Dann kann man die Erhöhung resp. Erniedrigung bis zu Temperaturen steigern, bei deren plötzlicher Einwirkung momentan der Tod eintreten würde[2]).

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Rotation um so schneller wird, je höher die Temperatur des umgebenden Mediums steigt, und je mehr die Temperatur sinkt, um so langsamer reagiert das Plasma auf jeden Reiz[3]).

Wenn aber der Reiz erst einmal vom Organismus perzipiert ist, d. h. wenn die Protoplasmarotation ihr Maximum erreicht hat, so sind plötzliche Temperaturschwankungen um einige Grade fast ohne jeden Einfluß auf die Rotation, denn dann ist der perzipierte Reiz kräftiger als der Reiz, welcher durch die plötzliche Temperaturschwankung auf den Organismus ausgeübt wird.

3. Optische Einflüsse.

Abgesehen von intensivem Lichte, durch welches die Pflanze im allgemeinen stark geschädigt wird[4]), glaubte Hauptfleisch[5]), daß Licht überhaupt ohne jede Bedeutung für die Geschwindigkeit der Rotation sei. Dies trifft jedoch nicht genau zu.

Die Josingschen Versuche[6]) haben nämlich gezeigt, daß der Wechsel von Licht und Dunkelheit doch einen Einfluß auf die Schnelligkeit der Protoplasmarotation hat, wenn er auch nur von geringer Bedeutung ist. Verdunkelung ruft nämlich eine ganz geringe Verlangsamung der Strömung hervor.

Josing fand z. B.[7]), daß eine gewisse Strecke von einem bestimmten Chlorophyllkorn durchlaufen war bei:

Elodea	im Licht nach 14″,	im Dunkeln nach 15″
Vallisneria	„ „ „ 10″,	„ „ „ 10,5″
Chara	„ „ „ 7,5″,	„ „ „ 7.5″

1) Hauptfleisch, l. c. pag. 210.

2) Klemm, Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1895, Bd. XXVIII, pag. 636.

3) Kretzschmar l. c., pag. 286.

4) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Aufl. I, Bd. II, pag. 387.

5) Hauptfleisch l. c., pag. 226.

6) Josing, Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1901, Bd. XXXVI, pag. 197 ff.

7) Josing, l. c., pag. 199.

Tradescantia	im Licht nach 15″,	im Dunkeln nach	16″
Heracleum	„ „ „ 15″,	„ „ „	16″
Alisma	„ „ „ 14″,	„ „ „	15″

Auch hier ist also der perzipierte Reiz stärker als der Einfluß der Dunkelheit auf die Lebensenergie.

Ein anderes Beispiel für die Kraft und Ausdauer des Reizes können wir darin erblicken, daß z. B. Äther oder Chloroform in 1/4 %iger bis 2 %iger Lösung nicht imstande sind, im Lichte die Rotation zu sistieren.

Anders aber liegen hier die Verhältnisse bei Verdunkelung. An und für sich verlangsamt schon Verdunkelung allein die Rotation, und nun ist die Äther- oder Chloroformlösung imstande, sie ganz zu sistieren.

Nach der Konzentration der Lösung richtet sich natürlich die Zeit, welche bis zur völligen Sistierung erforderlich ist. Josing[1]) fand z. B., daß die Rotation im Dunkeln stillstand

in	1/4 %	Ätherwasser	nach	31	Minuten
„	1/2 %	„	„	22	„
„	1 %	„	„	10	„
„	2 %	„	„	7	„

Je konzentrierter die Narkotisierungsflüssigkeiten sind, um so längere Zeit ist auch erforderlich, bis Belichtung die Reizbewegung wieder hervorruft. Die Rotation tritt z. B. wieder ein:

in	1/4 %	Ätherwasser	nach	1/2	Minuten	Belichtung
„	1/2 %	„	„	3	„	„
„	1 %	„	„	5	„	„
„	2 %	„	„	10	„	„

4. Giftwirkungen.

Bokorny hat in seinen „Vergleichenden Studien über die Giftwirkungen verschiedener chemischer Substanzen bei Algen und Infusorien“[2]) genau festgestellt, in welcher Verdünnung und wie schnell eine große Anzahl von Giften auf die Versuchsobjekte ihren schädigenden Einfluß bemerkbar machen. Es wird für unsere Zwecke genügen, nur die Wirkung einiger Giftstoffe auf die Rotation zu prüfen, Bokorny fand z. B.

Kupfervitriol:

1:20 000	Schädigung	nach	6	Stunden
1:20 000	Tod	„	24	„
1:50 000	„	„	48	„

1) l. c. pag. 204—207.

2) Archiv für die gesamte Physiologie, 1896, Bd. LXIV, pag. 263—306.

Sublimat:

1 : 20 000 Schädigung nach 6 Stunden
1 : 50 000 Tod „ 48 „

Silbernitrat:

0,01 % Tod nach 18 Stunden
1 : 50 000 „ „ 48 „

Ähnliche Wirkungen besitzen Jod und Kaliumpermanganat. In einer Jodlösung von 1 : 50 000 bis 1 : 100 000 war nach 24 Stunden bereits ein stark schädigender Einfluß auf die Versuchsobjekte zu erkennen, dünnere und schwächere Fäden waren z. T. sogar schon abgestorben. Eine Lösung von 1 : 20 000 bis 1 : 10 000 war unbedingt nach 24 Stunden tödlich.

Kaliumpermanganat tötet in 0,01 %igen Lösung binnen 1 Stunde unbedingt und erst bei einer Verdünnung von 1 : 100 000 scheint hier die Giftwirkung aufzuhören.

Die Wirkung dieser und noch anderer Gifte, z. B. Morphiumacetat 0,1 % und Digitalin 0,02 %, auf die Protoplasmarotation war sehr schnell zu beobachten.

Schon nach wenigen Minuten trat in jedem Falle Stillstand der Bewegung ein. Die Hautschicht der Charen und Nitellen war auch nicht imstande, die Gifte zurückzuhalten und es hörte auch bei ihnen daher die Rotation sehr schnell und plötzlich auf.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Haaren der Landpflanzen. Sie besitzen eine Membran, die auch für Giftlösungen undurchlässig ist.

Legt man z. B. eine Anzahl Haare, die gute Zirkulation zeigen, direkt in diese Giftlösungen hinein, so kann man beobachten, wie die Giftwirkung sich zuerst in der Basalzelle dadurch bemerkbar macht, daß in ihr die Protoplasmazirkulation aufhört. Nach einiger Zeit ist dies auch in der folgenden Zelle der Fall und so stirbt das Haar langsam nach der Spitze zu ab.

Zu ganz anderen Resultaten gelangen wir, wenn wir Gifte verwenden, die in der Natur häufig vorkommen, z. B. Schwefelwasserstoff.

Zwar bringt auch der Schwefelwasserstoff nach einiger Zeit die Rotation zum Stillstand, aber er tötet die Zelle erst nach verhältnismäßig sehr langer Zeit.

Dies ist in besonders hohem Grade der Fall bei Chara und Nitella, für welche es auch von besonderer Wichtigkeit ist. Denn diese Pflanzen leben oft in Tümpeln, in denen die Entstehung von

Schwefelwasserstoff nicht zu den Seltenheiten gehört und in denen daher keine anderen Pflanzen mehr gedeihen können.

5. Abhängigkeit von Sauerstoff.

Zur Prüfung der Abhängigkeit der Protoplasmarotation von Sauerstoff bringen wir Nitellen und Charen in einen vollständig sauerstoffreien Raum.

Die Resultate schwanken hier infolge individueller Unterschiede besonders, doch ist das Allgemeinergebnis immer das gleiche.

So hört z. B. erst nach 24—26 Stunden bei den Charen die Protoplasmarotation auf, bei einigen Spezies sogar erst nach 72—80 Stunden. Doch der Tod tritt noch nicht ein. denn wird nach dem Aufhören der Rotation wieder Luft zugeführt, so tritt die Bewegung wieder ein und zwar plötzlich.

Im allgemeinen ist die Ausbildung der Fähigkeit zu temporärer Anaerobiose bei den verschiedenen Pflanzen sehr verschieden. Einige Beispiele mögen hier angeführt werden[1]).

1. In Längsschnitten und Haaren hört die Protoplasmabewegung gewöhnlich nach $^1/_4$—1 Stunde im Wasserstoffstrome auf; höchstens dauert sie 4 Stunden.

2. Nach Farmer[2]) wird in einer nicht näher bezeichneten Nitella die Strömung schon nach 20 Minuten langem Wasserstoffdurchleiten aufgehoben.

3. Bei Nitella syncarpa dauert sie höchstens $2^1/_2$ Stunden.

Wunderbar ist es, daß die Charceen im Dunkeln ihre Reservestoffe fast gar nicht aufbrauchen. Kulturen, die wochen- und monatelang im Dunkeln gehalten werden, vertragen den Sauerstoffabschluß noch fast ebenso gut, wie stets belichtete Exemplare.

Man kann wohl daraus schließen, daß der der Verdunkelung entspringende Hungerzustand sie nur sehr langsam erschöpft. Denn untersucht man lange verdunkelte Exemplare auf Stärke, so findet man selbst nach Monaten noch große Mengen davon gespeichert.

Anders aber gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Versuchsobjekte erhöhten Temperaturen ausgesetzt werden. Bringt man z. B. sauerstoffreie Kulturen von Nitella auf eine Temperatur von 32° C, die also unter dem Temperaturmaximum liegt, so ist nach 6 Stunden bereits die Rotation sistiert und nach 12 Stunden der Tod eingetreten.

---

1) Ritter, Flora 1899, pag. 347.

2) Farmer, zitiert nach Ritter.

Noch größer ist der Unterschied bei Chara stelligera. Bei gewöhnlicher Temperatur wird selbst nach 72 Stunden die Rotation noch nicht sistiert, während dies bei einer Temperatur von 32° bereits nach 24 Stunden eingetreten ist.

Aus allen diesen Beispielen geht hervor, daß auch im Bereich der grünen Pflanzen die Fähigkeit zu temporärer Anaerobiose wenigstens in bezug auf eine Partialfunktion ausgebildet ist, wenn auch die Fähigkeit in sehr weiten Grenzen variiert. „Zweifellos[1]) ist es die Anpassung an spezifische Lebensbedingungen, welche auch hier auf die Entwicklung dieser Fähigkeit eingewirkt hat. Die Characeen leben in schlammigen Tümpeln und Gräben, wo intensive Fäulnisprozesse keine Seltenheit sind und sogar die Entstehung von Schwefelwasserstoff zu den ganz gewöhnlichen Erscheinungen gehört. Unter diesen Bedingungen mag es oft vorkommen, daß die Sauerstoffversorgung zeitweilig nur eine höchst mangelhafte ist, und deshalb kann es für die uns interessierenden Pflanzen nur von Nutzen sein, wenn sie längere Zeit den Sauerstoff entbehren und aus intramolekularer Atmung die für ihre vitalen Funktionen notwendige Energie gewinnen können."

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchungen noch einmal kurz zusammen, so finden wir, daß 1. die Protoplasmarotation als normale Erscheinung doch nicht die große Verbreitung besitzt, welche ihr de Vries, Kienitz-Gerloff u. a. m. zuschreiben. Ausgehend von Untersuchungen an Schnittpräparaten haben sie die Verhältnisse von diesen auf die intakten Pflanzen übertragen.

Man kann in gewisser Beziehung Ida A. Keller beistimmen, wenn sie behauptet, 2. daß die im Pflanzenreich vorkommende Protoplasmaströmung meist keine normale Erscheinung sei. Doch bestimmt nicht in jedem Falle, denn die Strömung bei Chara, Phycomyces u. a. m. darf nicht als pathologisch aufgefaßt werden.

3. Die Folgerung aber, die Ida A. Keller hieraus zieht, daß die Strömung ein Symptom des Absterbens sei, ist unzutreffend. Auch bei denjenigen Pflanzen, bei welchen die Protoplasmarotation eine pathologische Erscheinung ist, darf sie nicht als Symptom des Absterbens gelten, falls man nicht jede Reizerscheinung dafür halten will.

4. Sie dient im Gegenteil zur Beschleunigung des Stofftransportes und zwar werden unter anderem Nährsalze oder sonstige niedrig mole-

1) Ritter l. c. pag. 359.

kular gebauten Stoffe weitergeführt, während Farbstoffe selbst in für Pflanzen ganz unschädlichen Verdünnungen nicht mitgenommen werden.

5. Durch die Rotation findet im Gegensatz zur alleinigen Diffusion eine Beschleunigung des Stofftransportes um 3,15 bis 3,63 statt.

6. Im normalen Zustande finden wir die Protoplasmarotation nur in denjenigen Pflanzen resp. Pflanzenteilen, die keine Gefäße besitzen (z. B. Chara, Nitella, Hydrocharis morsus ranae), oder bei denen sie nur sehr unvollkommen ausgebildet sind (z. B. Blütenstiel von Vallisneria spiralis).

7. Die meisten submersen Pflanzen zeigen trotz des fast gänzlichen Mangels an Gefäßen keine Protoplasmarotation, weil sie rings von ihrem Nährwasser umspült sind und daher Stofftransporte auf größere Strecken entbehren können (z. B. Elodea, Vallisneria, Hydrilla u. a. m.).

8. In diesen Pflanzen stellt sich Rotation nur dann ein, wenn aus irgend einem Grunde ein größerer oder schnellerer Stofftransport erforderlich ist. Die Größe der Reizausbreitung richtet sich nach der Schwere des Eingriffes.

9. Wenn wir trotzdem bei einigen submersen Pflanzen normaliter Rotation vorfinden, so wird dies verständlich, wenn man bedenkt, daß bei Chara und Nitella in den lebenskräftigsten Internodien die Hautschicht des Protoplasma nur wenig permeabel ist. Die Stoffzufuhr wird durch das Rhizoidensystem vermittelt und der Stofftransport durch Rotation beschleunigt. Dasselbe gilt von dem Blütenstiel von Vallisneria, der nur sehr schwach ausgebildete Gefäße besitzt und nur wenig Chlorophyll führt.

Die Arbeit wurde ausgeführt im botanischen Institut der Universität Jena. Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. E. Stahl für die freundliche Unterstützung durch Rat und Tat meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1) Agardh, Über die Anatomie und den Kreislauf der Charen. Nova acta phys.-med. Acad. C. L. C. n. c. Bonn 1826, Tom. XIII, P. I.

2) Amici, Mem. di mat. et fisic. delle Società Italiana, Tom. XIX, 1823.

3) Benecke, Giftwirkungen. Handb. d. techn. Mykologie, 1904, Bd. I.

4) Bokorny, Vergleichende Studien über die Giftwirkungen verschiedener chemischer Substanzen bei Algen und Infusorien. Arch. für d. ges. Physiol., 1896, Bd. LXIV.

5) Ders., Toxikologische Notizen über Ortho- und Paraverbindungen. Archiv für d. ges. Physiol., 1896, Bd. LXIV.

6) Brown, zit. nach Ewart.

7) Celakowsky, Über den Einfluß des Sauerstoffmangels auf die Bewegung einiger anaerober Organismen. Bot. Jahrb., 1899.

8) Clark, Natural relations between temperature and protoplasmic movements. Bot. Jahrb. 1892.

9) Ders., Über den Einfluß niederer Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasmas. Deutsche Bot. Ges., 1888.

10) Corti, Osservazioni microscopiche sulla Tremella et sulla circulatione del fluido in una pianta acquajuola. Lucca 1774.

11) Dehnecke, Einfluß der Präparationsmethode auf die Bewegung des Protoplasmas. Flora 1881.

12) Dutrochet, Ann. sci. nat. 1838, II. sér., T. IX.

13) Ewart, On the Physics and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants, 1903.

14) Farmer and Waller, Observations on the action of anaesthetics on vegetable and animal protoplasm. Bot. Zentralbl., 1898, Bd. LXXIV.

15) Fontana, zit. nach Treviranus.

16) Frank, Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äußere Ursachen. Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot., 1872, Bd. VIII.

17) Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse.

18) Göppert und Cohn, Über die Rotation des Zellinhaltes in Nitella flexilis. Bot. Ztg., 1849.

19) Haidenhein, Notizen über die Bewegungserscheinungen, welche das Protoplasma der Pflanzenzelle zeigt. Stud. d. physiol. Inst. zu Breslau, 1863.

20) Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömungen des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1892, Bd. XXIV.

21) Hofmeister, Die Pflanzenzelle.

22) Ders., Über den Mechanismus der Protoplasmabewegung. Flora, 1865.

23) Hörmann, Die Kontinuität der Atomverkettung.

24) Ders., Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen.

25) Janse, Die Bewegungen des Protoplasma von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1890, Bd. XXI.

26) Josing, Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung von Licht. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1901, Bd. XXXVI.

27) Jürgensen, Über die in den Zellen von Vallisneria spiralis stattfindenden Bewegungserscheinungen. Stud. des physiol. Inst. zu Breslau, 1861.

28) Ida A. Keller, Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. Inaug.-Diss., Zürich 1890.

29) Kienitz-Gerloff, Protoplasmaströmungen und Stofftransport in der Pflanze. Bot. Zeit. 1893.

30) Klebs, Über Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasmabewegung. Biol. Zentralbl., I. Jahrg.

31) Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd. XXVIII.

32) Kühne, Über die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. Zeitschrift f. Biologie, 1897, Bd. XXXVI, N. F. Bd. XVIII.

33) Kretzschmar, Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmabewegung infolge von Wundreiz. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XXXIX.

34) Lopriore, Azione dell' idrogeno sul movimento del protoplasma in cellule vegetali viventi. Zitiert nach Bot. Jahrb., 1902, 2.

35) Meyen, Über die Saftbewegung in den Zellen der Pflanzen. Nova acta phys.-med. Acad. C. L. C. n. c., Bonn 1826, Tome XIII, P. 1.

36) Ders., Phytotomie, Berlin 1830.

37) Ders., Neues System der Pflanzenphysiologie, 1838.

38) Nägeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1860, Heft II.
39) Němec, Die Reizleitung und die Reiz leitenden Strukturen bei den Pflanzen.
40) Pfeffer, Pflanzenphysiologie.
41) Ders., Aufnahme von Anilinfarben. Untersuchungen aus dem Tübinger Institut, Bd. II.
42) Pond, The biological relation of aquatic plants to the substratum. Zitiert nach Bot. Jahrb., 1905, Bd. XXX.
43) Prillieux, Sur les conditions, qui déterminent le mouvement des grains de chlorophylle dans les cellules de l'Elodea canadensis. Compt. rend., 1874, Tome LXXVIII.
44) Pringsheim, Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot, 1879—81, Bd. XII.
45) Ders., Über die Vorkeime und die nacktfüßigen Zweige der Chara. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1863, Bd. III.
46) Prowazek, Transplantations- und Protoplasmastudien an Bryopsis plumosa. Bot. Zentralbl., 1901, Bd. XXI.
47) Reinke, Über den Einfluß farbigen Lichtes auf lebende Pflanzenzellen. Bot. Zeitung 1871.
48) Ritter, Die Abhängigkeit der Protoplasmabewegung und der Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. Flora 1899.
49) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl., 1873.
50) Ders., Über die Bedeutung der oberen Temperaturgrenze der Vegetation. Flora 1864.
51) Ders., Über die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen. Flora 1863.
52) Schäfer, Die Lehre von der Reaktion des Protoplasmas auf thermische Reize. Flora 1898, Bd. LXXXV.
53) Schenck, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibl. bot. 1886, Heft I.
54) Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, Teil I, 1842.
55) Schnetzler, Sur le mouvement de rotation du protoplasma végétal. Bibl. univers. et Rev. Suisse. Archives de sc. phys. et nat. 3e période, T. XXI. Genève 1889.
56) Schröter, Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. Flora 1905, Ergbd.
57) C. H. Schultz, Die Natur der lebendigen Pflanze. Berlin 1823.
58) Slack, Ann. sc. nat. 1834, II. sér., Tome I, pag. 193.
59) Stephan, Sitzungsber. d. K. Wiener Akad., 1879, Bd. LXXIX, II. Abt.
60) Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891.
61) Strasburger, Bau und Wachstum der Zellhäute.
62) Ders., Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 1876, Bd. X, Heft IV.
63) Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiologie.
64) Ders., Physiologie der Gewächse. 1835.
65) Velten, Die Verbreitung der Protoplasmaströmung im Pflanzenreiche. Bot. Zeitung 1872.
66) Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz.
67) de Vries, Über die Bedeutung der Zirkulation und Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. Bot. Zeitung 1885.
68) Ders., Studien over zuigwortels. Bot. Zentralbl., 1882, Bd. XXXV.
69) Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegung. Bot. Zeitung 1887.
70) Zimmermann, Botanische Mikroskopie.

Der Einfluß von Aluminiumsalzen auf das Protoplasma.

Von **Max Fluri.**

Einleitung.

Von der Frage ausgehend, welchen Anteil die Blattnerven an den Reizkrümmungen der Lamina haben, fand ich bei mannigfachen Versuchen über die Entfernung der Statolithenstärke eigenartige Wirkungen des Aluminiumsulfates auf das Protoplasma. Ich wendete diesen Erscheinungen meine Aufmerksamkeit zu und gelangte zu Resultaten, die einen in seiner Tragweite einstweilen kaum abzuschätzenden Beitrag zu dem Problem der Permeabilität des Protoplasmas liefern.

Die Aschenanalysen wären in erster Linie geeignet, uns über die Aufnahmefähigkeit der Pflanzen für die Aluminiumsalze Auskunft zu geben. Die botanische Literatur weist jedoch solche Aluminiumangaben nur für einen verhältnismäßig kleinen Teil der Pflanzen auf, sei es, daß Aluminiumverbindungen nicht nachweisbar waren oder daß überhaupt auf die Ermittelung dieser Stoffe kein Gewicht gelegt wurde.

Eine Zusammenstellung von Analysen, bei denen das Aluminium berücksichtigt wurde, findet man bereits in Wolfs „Aschenanalysen". Noch reicheren Aufschluß bietet uns „The occurence of aluminium in vegetable products, animal products and natural waters" von Langworthly and Austen.

Zu den aluminiumreichen Pflanzen, den Aluminiumpflanzen, gehören die meisten Lycopodien (L. clavatum: 27 % Aluminium, L. Chamaecyparissus: 52 %), dann die in Brasilien einheimische Symplocos lanceolata, bei welcher die Hälfte der Blattasche aus Tonerde besteht (Radlkofer, pag. 216), Orites excelsa (36—45 % Al im Holz), viele Flechten, z. B. Variolaria deabata 8 % und Cetraria islandica 4 %, endlich noch einige Laubmoose, z. B. Torfmoos bis 6 %.

Bei andern Pflanzen bzw. pflanzlichen Objekten sinkt der Aluminiumgehalt auf 1 % der Asche und noch tiefer.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß man fernerhin auch noch bei anderen Pflanzen auf Aluminium stößt. Trotzdem muß aber die Anwesenheit des Aluminiums in den Pflanzen als eine Ausnahme betrachtet werden.

Diese Tatsache fällt auf im Hinblick auf die allgemeine Verbreitung des Aluminiums in den gewöhnlichen Böden und natürlichen Gewässern.

Das „Deutsche Bäderbuch“ gestattet uns durch seine Zusammenstellung von Analysen der wichtigsten Mineralquellen Deutschlands einen weiten Blick über das Vorkommen des Aluminiums in den natürlichen Gewässern. Allerdings weist ein großer Teil der Analysen keine Angaben über den Gehalt an Aluminium auf; wahrscheinlich hat in vielen Fällen die chemische Untersuchung keine Rücksicht auf das Aluminium genommen. In den meisten Quellen ist aber Aluminium gefunden worden, entweder bloß in Spuren oder in nachweisbaren Mengen.

Wie die folgenden Angaben zeigen, schwankt der Aluminiumgehalt zwischen ziemlich weiten Grenzen, immerhin ist die relative Quantität des Aluminiums auch an der oberen Grenze noch klein.

Das Mineralwasser der unten verzeichneten Quellen entspricht in seiner Zusammensetzung ungefähr einer Lösung, die in 1 kg nebst anderer hier nicht interessierender Stoffe noch enthält:

Gelnhausen, Sprudel 4	0,115 g $Al_2(SO_4)_3$
Kreuznach (Coblenz)	
1. Elisabethquelle	0,000026 g $AlCl_3$
„	0,000403 g $Al_2(HPO_4)_3$
2. Theodorshalle	0,01808 g $AlCl_3$
„	0,04563 g $Al_2(HPO_4)_3$
Säckingen „Schwächere Quelle“	0,000919 g $Al_2(SO_4)_3$
„ „ „	0,0017 g $Al_2(HPO_4)_3$

Die übrigen Quellen von Säckingen enthalten nur Spuren von Aluminium.

Suderode (Magdeburg)	0,3253 g $AlCl_3$
Heilbronn (Oberbayern)	0,0034 g $Al_2(SO_4)_3$

Nach einer Mitteilung von Herrn Professor Dr. H. Kreis enthält das Quellwasser von Montreux 1,5 mg Al_2O_3 in 10 l.

Die Quellwasseranalysen berechtigen uns zu der Annahme, daß die Aluminiumsalze im Bodenwasser nur in sehr schwachen Konzentrationen vorkommen.

Obschon man sich schon vielfach mit dem merkwürdigen Verhalten der Pflanzen gegenüber dem Aluminium beschäftigte, ist man doch bis in die jüngste Zeit zu keinem entscheidenden Ergebnis gelangt.

Vor kurzem trat auch Professor Rothert in einläßlicher Weise an diese Frage heran.

Aus seinem im Jahre 1906 erschienenen vorläufigen Bericht erfahren wir, daß sämtliche untersuchte Pflanzen Aluminium aufnehmen, wenn es ihnen in gelöster Form geboten wird. Er hat ferner fest-

gestellt, daß die Pflanzen für Aluminium auch extrameabel sind. Allerdings scheint die Extrameabilität bedeutend geringer zu sein als die Intrameabilität.

Die Ursache für die Abwesenheit des Aluminiums in der großen Mehrzahl der Pflanzen liegt nach Rothert in dem Umstande, daß die den Pflanzen zugänglichen Aluminiumsalze (Sulfat, Chlorid, Phosphat) im Boden und in den Gewässern nur in geringen Mengen vorhanden sind.

Meine Untersuchungen über den Einfluß der Aluminiumsalze auf das Protoplasma wurden im Winter 1905/06, einige Monate vor der Veröffentlichung des Rothertschen Berichtes begonnen. Sie wurden im botanischen Institut der Universität Basel unter der Leitung des Herrn Professor Dr. A. Fischer ausgeführt. Ich spreche an dieser Stelle dem hochgeehrten Lehrer meinen verbindlichsten Dank aus für seine wertvollen Ratschläge und die wirksame Förderung meiner Arbeit.

Die beobachteten Wirkungen der Aluminiumsalze zerfallen in zwei Abteilungen. Der erste Teil umfaßt die Entstärkung der Spirogyren im Licht. Im zweiten Abschnitt werden die Änderungen der Permeabilität des Protoplasmas verschiedener Pflanzen festgestellt.

I. Entstärkung der Spirogyra mit Aluminiumsalzen im Licht.

Die Spirogyren wurden vor der Verwendung in destilliertem Wasser von den anhaftenden mineralischen bzw. verwesenden organischen Substanzen befreit. Ausnahmsweise kultivierte ich sie in 0,2 $^0/_0$iger Knopscher Nährlösung. Auf die Kultur einer speziellen Art legte ich keinen Wert, da es für meinen Zweck nur von Vorteil war, das Verhalten von möglichst vielen Arten der Gattung Spirogyra gleichzeitig prüfen zu können.

Die Algen wurden jeweilen vor ihrer Benutzung auf den Gesundheitszustand untersucht und nur solche von tadellosem Aussehen für die Experimente herbeigezogen.

Die Pyrenoiden waren allgemein reich an Stärke. Die saftiggrünen Chlorophyllbänder lagen dicht an dem Protoplasmaschlauch. Zellkern und Kernkörperchen waren scharfrandig abgegrenzt.

Angegriffene Algen werden blaßgrün, die Chromatophoren ziehen sich von der äußeren Grenzschicht des Protoplasmas zurück.

Die ersten Beobachtungen fallen in die Zeit vom Dezember 1905 bis März 1906.

Die während des Sommers 1907 ausgeführten Experimente folgen später.

Die ersten Untersuchungen wurden bei diffusem Licht und Zimmertemperatur vorgenommen. 0,01 %iges Aluminiumsulfat bewirkte nach 2—3 Tagen wesentliche Entstärkung der Pyrenoiden. Höhere Konzentrationen wirkten bereits in dieser kurzen Zeit giftig. Als Kontrolle verwendete ich Spirogyra aus destilliertem Wasser.

Nachdem festgestellt war, daß das schwefelsaure Aluminium in schwachen Lösungen Entstärkung hervorruft, mußte noch entschieden werden, ob diese Wirkung auf das Konto des Metalls oder des Säureradikals zu schreiben sei. Versuche mit $MgSO_4$, $AlK(SO_4)_2$, $MnSO_4$, $FeSO_4$ und Na_2SO_4 zeigten keine Abnahme der Stärke. SO_4 spielt also bei diesem Vorgang keine Rolle, weshalb das Aluminium als entstärkender Faktor angenommen werden muß.

Auch in Schwefelsäure findet keine Stärkeabnahme statt. Somit kommt die infolge Hydrolyse entstehende schwachsaure Reaktion der Aluminiumsulfatlösung bei der Entstärkung nicht in Betracht.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Stoff	Konzentration in %	Ergebnisse
$MnSO_4 + 4\ H_2O$	**1.** 0,5 **2.** 0,1 **3.** 0,05 **4.** 0,01	Die Algen der 2 ersten Konzentrationen waren nach 5 Tagen tot, die beiden andern Versuche wiesen keine Entstärkung auf.
$MgSO_4 + 7\ H_2O$	**1.** 0,5 **2.** 0,1 **3.** 0,05 **4.** 0,01	Nach 10 Tagen keine Entstärkung.
$AlK(SO_4)_2 + 12\ H_2O$	**1.** 0,5 **2.** 0,1 **3.** 0,05 **4.** 0,01 **5.** 0,005	Nach 11 Tagen keine Entstärkung.
$FeSO_4 + 7\ H_2O$	**1.** 0,5 **2.** 0,1 **3.** 0,05 **4.** 0,01 **5.** 0,005	Das Material der beiden ersten Versuche war schon nach einem Tag tot, dasjenige der übrigen Konzentrationen nach 2 bzw. 3 Tagen.
$Na_2SO_4 + 10\ H_2O$	**1.** 1 **2.** 0,5 **3.** 0,1 **4.** 0,05 **5.** 0,01	Nach 5 Tagen keine Entstärkung.
$(NH_4)_2SO_4$	**1.** 1 **2.** 0,5 **3.** 0,1 **4.** 0,05 **5.** 0,01	Nach 6 Tagen keine Entstärkung.
H_2SO_4 (für analytische Zwecke benützte konzentrierte Schwefelsäure). Spez. Gew. 1,84.	**1.** 0,005 Vol.-Proz.	Nach 1 Tag tot.
	2. 0,001 „	„ 2 Tagen tot.
	3. 0,0005 „	„ 3 „ 80 % tot, der Rest zeigt keine Stärkeabnahme.
	4. 0,0001 „	Nach 3 Tagen 75 % tot, die übrigen Fäden weisen keine Entstärkung auf.
	5. 0,00005 „	Nach 4 Tagen keine Entstärkung. „ 7 „ 90 % tot.

Anm. Die fettgedruckten Ziffern bedeuten die Nummern der Versuche.

Ferner wurde das Verhalten von $KClO_3$ (0,1; 0,05; 0,01 %) und $CaCl_2$ (0,1; 0,05; 0,01 %) in bezug auf Entstärkung geprüft, jedoch ohne positiven Erfolg.

Versuche, in welchen ich Lösungen von 0,1, 0,08, 0,06, 0,04, 0,02, 0,01, 0,008, 0,006, 0,004, 0,002 und 0,001 % Aluminiumsulfat verwendete, dienten zur Bestimmung der optimalen Konzentration. Es zeigte sich, daß die Lösungen 0,01 % und 0,008 % am wirksamsten sind. In einigen Versuchen wurde der größte Effekt mit 0,02 % und 0,006 % erzielt.

Wenn die entstärkten Spirogyren mit destilliertem Wasser ausgewaschen und hierauf in Regen- oder Leitungswasser gebracht und beleuchtet wurden, so war schon nach drei Tagen eine Speicherung neugebildeter Stärke in den Pyrenoiden bemerkbar. Es darf wohl diese Tatsache als ein Beweis dafür gelten, daß das Aluminiumsalz die Algen nicht dauernd geschädigt hatte.

Genauere Aufschlüsse über die diskutierten Verhältnisse geben die folgenden Zusammenstellungen einiger Versuchsserien:

Für jede Konzentration zählte ich zweimal 100 Algenfäden. Die Zählungen sind in den betreffenden wagrechten Lösungskolonnen unter I und II notiert. Das Versuchsmaterial befand sich auf dem äußeren Gesims eines nach Nordost liegenden Fensters. Die Versuche wurden Ende Dezember 1905 und anfangs Januar 1906 angestellt. Die Algen lagen im diffusen Licht. Der Unterschied zwischen Tag- und Nachttemperatur war klein, so daß die Temperatur der Alumiumlösung nur von 4° C bis 9° C variierte.

Serie A. Das Versuchsmaterial lag drei Tage in der Aluminiumsulfatlösung. Das Salzbad wurde während dieser Zeit nicht erneuert. Behufs Assimilation oder Stärkespeicherung brachte ich die entsärkten Spirogyren in Leitungswasser, nachdem sie mit destilliertem Wasser ausgewaschen waren. Die übrigen Bedingungen (Licht und Temperatur) blieben unverändert.

Die Untersuchung auf Stärke erfolgte nach $3^1/_2$ Tagen. Die Resultate sind auf Tabelle II verzeichnet. Hier gibt die Kolonne 0,01 % unter „Stärke“ die Anzahl (76 bzw. 66) der stärkehaltigen Algenfäden der Spyrogyren an, die im ersten Teil des Versuches in 0,01 %iger Aluminiumsulfatlösung entstärkt waren. Analog verhält es sich mit den übrigen Konzentrationen.

Aus der wagerechten Kolonne 0,01 % I der Tabelle I erfahren wir, daß bei dem Vorgang der Entstärkung von 100 Algenfäden 67 Fäden

stärkefrei wurden; 20 zeigten nur eine Abnahme der Stärke, bei neun Fäden war keine Änderung der Stärkemenge bemerkbar, vier Fäden waren tot.

In diesem Fall sind also 67 % der Spirogyren entstärkt worden.

Die entsprechende Kolonne in der Tabelle II zeigt, daß diese Algen wieder Stärke bilden, wenn sie aus der 0,01 %igen Sulfatlösung in Leitungswasser übertragen werden. Von 100 Fäden enthalten 76 wieder annähernd gleich viel Stärke wie vor der Aluminiumbehandlung, sechs Fäden haben innerhalb der Versuchsdauer keine Stärke gespeichert, 18 sind zugrunde gegangen.

23. Dez. 1905 nachm. Entstärkung. Serie A, Tab. I.

Konzentration		Keine Stärke	Stärkeabnahme	Unverändert	Tot
Destill. Wasser	I	2	31	66	1
	II	3	46	51	—
0,01 %	I	67	20	9	4
	II	57	32	9	2
0,02 %	I	53	21	17	9
	II	47	20	27	6
0,04 %	I	55	12	3	30
	II	53	6	2	39
0,06 %	I	39	10	2	49
	II	39	11	3	47
0,08 %	I	26	21	—	53
	II	20	32	—	38

27. Dez. 1905 vorm. Assimilation. Serie A, Tab. II.

Konzentration		Keine Stärke	Stärke	Tot
Destill. Wasser	I	1	87	12
	II	3	81	16
0,01 %	I	6	76	18
	II	6	66	28
0,02 %	I	3	10	87
	II	7	35	58
0,04 %	I	6	15	79
	II	4	12	84
0,06 %	I	9	7	84
	II	3	2	95
0,08 %	I	12	—	88
	II	10	4	84

Serie B. Auf der Tabelle III folgt eine zweite Serie von Entstärkungsversuchen.

Dauer 3 Tage, Temperatur 4—9 ° C, diffuses Licht. Die Angaben für die hohen Konzentrationen fallen außer Betracht, weil in diesen Lösungen der Tod reichlich Ernte hielt.

26. Dez. 1905. Entstärkung. Serie B, Tab. III.

Konzentration	Keine Stärke	Stärkeabnahme	Unverändert	Tot
Destill. Wasser I	13	41	46	—
II	19	40	37	4
0,01 % I	25	40	25	10
II	20	38	28	14
0,02 % I	34	27	23	16
II	31	35	16	18

5. Jan. 1906. Entstärkung. Serie C, Tab. IV.

Konzentration	Keine Stärke	Stärkeabnahme	Unverändert	Tot
Destill. Wasser I	15	40	42	3
II	19	38	42	1
0,01 % I	68	12	15	5
II	56	22	18	4
0,02 % I	32	14	34	20
II	26	16	33	25
0,04 % I	18	10	39	33
II	21	8	41	30

8. Jan. 1906. Entstärkung. Serie D, Tab. V.

Konzentration	Keine Stärke	Stärkeabnahme	Unverändert	Tot
Destill. Wasser I	3	36	61	—
II	2	34	64	—
0,01 % I	27	26	47	—
II	27	24	47	2
0,02 % I	46	26	27	1
II	57	18	25	—
0,04 % I	49	31	19	1
II	48	28	24	—

Serie C und D. Die Algen standen unter den gleichen Bedingungen wie in den beiden vorhergehenden Versuchsreihen.

In den drei letzten Serien wurden die Assimilationsversuche auf die Spirogyren der 0,01- bzw. 0,02 %igen Lösungen beschränkt, da sich in den höheren Konzentrationen bereits nach der Entstärkung eine große Anzahl toter Zellen vorfand. Diese Versuche zeigten, daß 60—70 % der Algen wieder Stärke in den Pyrenoiden speichern.

Für den Stärkenachweis wurde die Jodreaktion verwendet. Als stärkefrei betrachtete ich solche Zellen, deren Pyrenoiden nach der Behandlung mit Jod nur noch in der Kontur dunkle Trübung zeigten.

Behufs sicherer Entscheidung über die Entstärkung wurden auch in Alkohol entfärbte Algen der Jodprobe unterworfen.

Die erwähnten Differenzen in der Färbung der Pyrenoiden treten schon bei schwacher Vergrößerung deutlich hervor. Zur Beobachtung der Stärkeauflösung in den einzelnen Amylumherden benützt man mit Vorteil eine starke Vergrößerung.

Es ist noch zu bemerken, daß man hie und da auch in den Algen des destillierten Wassers schwache Stärkeabnahme konstatieren kann. Man trifft oft auch einige ganz entstärkte Algenfäden, ihre Zahl ist aber sehr gering.

Die im Winter bei niederer Temperatur ausgeführten Versuche sollten nun auch im Sommer, also bei optimalen Assimilationsbedingungen bestätigt werden. Es stellten sich jedoch anfänglich keine allgemeinen Entstärkungen mehr ein, sofern ich in gleicher Weise experimentierte wie im Winter.

Durch Änderung der Konzentration konnte ich vorerst die Schwierigkeit heben. Ein Versuch soll dies zeigen.

Al sulfuricum 17.—20. Mai 1907. Höchste Temperatur = 13° C, tiefste Temperatur = 5° C. Die Spirogyren befanden sich vom 17. Mai vormittags 10 Uhr bis nachmittags 4 Uhr in 0,005 % Al sulfuricum, von da bis 19. Mai vormittags 10 Uhr in 0,01 % und dann bis zum 20. Mai nachmittags 6 Uhr in 0,02 % Al sulfuricum. Während dieser Zeit (vom 17. Mai vormittags 10 Uhr bis 20. Mai nachmittags 6 Uhr) entstärkten sich 90 % der Fäden.

Später, gegen den Hochsommer, versagte aber auch diese Methode. Die Algen gingen zugrunde, bevor sie entstärkt waren. Auch die Spirogyren im destillierten Wasser waren in mehreren Fällen schon nach vier Tagen tot. Zudem stellte es sich heraus, daß das von allen Seiten durch die Wände des Glasgefäßes einfallende Licht schädlich wirkte.

Um diesem Übelstand zu begegnen, umwickelte ich anfänglich die Gefäße mit Filtrierpapier; später benützte ich statt der hohen Glasgefäße irdene, grün glasierte Schalen von etwa 3 cm Höhe. Diese erwiesen sich als sehr zweckmäßig, indem sie dem Lichte bloß Zutritt von oben gestatten.

Zwecks Verhinderung der Fäulnis wechselte ich 4mal täglich die Lösungen.

Auf diese Weise gelang es, auch bei ziemlich hohen Temperaturen (maximale Temperatur = 23° C) mit 0,005 %iger Aluminiumsulfatlösung Entstärkung hervorzurufen.

Das Versuchsmaterial befand sich bei diesen Experimenten in grünen Schalen auf dem Gesims des NO-Fensters, stand also unter diffusem Licht.

Gleichzeitig versuchte ich die Frage zu beantworten, ob die im vorhergehenden festgestellte Wirkung des Aluminiumsulfates auch bei anderen Aluminiumsalzen vorkommt. Ich prüfte in dieser Hinsicht Al nitricum, Al bichromicum und Al chloratum. Die Versuche, deren Ergebnisse folgen, sind anfangs Juli in grünen Schalen und bei diffusem Licht ausgeführt worden.

Al nitricum 0,005 %, mittlere Temperatur = 22° C. Nach 6 Tagen 80 % der Algenfäden entstärkt.

Al bichromicum 0,003 %, mittlere Temperatur = 19° C. Nach 5 Tagen 52 % der Algenfäden entstärkt.

Al chloratum 0,003 %, mittlere Temperatur = 19° C. Nach 4 Tagen 60 % der Algenfäden entstärkt.

Al sulfuricum 0,005 %, mittlere Temperatur = 19° C. Nach 3 Tagen 68 % der Algenfäden entstärkt.

Die Resultate einer anderen Serie von Versuchen, die im August bei einer mittleren Temperatur von 24° C in diffusem Licht angestellt wurden, sind in der folgenden Tabelle notiert.

5. Aug. 1907. Tab. VI. Temperatur 24° C.

Salz	Zeit	Keine Stärke	Stärkeabnahme	Unverändert	Tot
Al sulfuricum 0,005 %	4 Tage	61	10	11	18
Al bichromat. 0,003 %	3 Tage	41	13	22	24
Al chlorat. 0,003 %	5 Tage	65	4	17	14
Al nitricum 0,005 %	5 Tage	63	8	18	11
Destill. Wasser	5 Tage	8	—	87	5

Es sind noch einige Bemerkungen über diese Versuche notwendig. Vorerst möchte ich auf die schwachen Konzentrationen der Aluminiumsalze hinweisen. Im Winter mußten wir 0,01- oder wenigstens 0,008 %iges Al sulfuricum anwenden, um eine Wirkung zu erzielen; im Sommer genügte bereits eine Konzentration von 0,005 %. Auch bei den übrigen Salzen reichten sehr schwache Lösungen hin.

In den Chlorophyllbändern der behandelten Spirogyren beobachtet man oft schmale, dunkle Streifen, die sich zwischen Pyrenoiden hinziehen und als Stärkereste gedeutet werden könnten. Wenn man die Algen für einige Stunden in absoluten Alkohol legt und nachher das Material wieder untersucht, so kann man leicht konstatieren, daß auch diese Streifen stärkefrei sind. — Hie und da treten an der Stelle der Pyrenoiden kleinere oder größere Blasen auf, die vielleicht als Reste der aufgelösten Amylumherde aufgefaßt werden dürfen.

Die Spirogyren können außer der Aluminiumsalze noch mit Lanthan nitricum und Yttrium nitricum entstärkt werden.

Lanthan nitricum 17.—21. Mai 1907. Mittlere Temperatur 11 ° C. Spirogyren vom 17. Mai vorm. 10 Uhr bis nachm. 4 Uhr in 0,01 %, 17. Mai nachm. 4 Uhr bis 18. nachm. 3 Uhr in 0,02 %, 18. Mai nachm. 3 Uhr bis 19. vorm. 10 Uhr in 0,025 %, 19. Mai vorm. 10 Uhr bis 20. nachm. 5 Uhr in 0,03 %, 20. Mai nachm. 5 Uhr bis 21. vorm. 10 Uhr in 0,035 %. Die am 21. Mai vorm. 10 Uhr vorgenommene Untersuchung wies in 70 % der Algenfäden eine Entstärkung auf.

Yttrium nitricum. Anfangs Juli. Mittlere Temperatur 17 ° C. Die Spirogyren lagen 7 Tage in 0,008 %igem Yttrium nitricum. Während dieser verhältnismäßig langen Versuchsdauer wurden 72 % entstärkt.

Es ist noch zu bemerken, daß sich nicht alle Spirogyraarten gleich leicht entstärken lassen. Die Ursache liegt wohl in dem Umstand, daß einige Spirogyren sehr reich mit umhüllender Gallerte beschenkt sind, wodurch dem Agens das Eindringen erschwert wird. Die Spirogyra neglecta ist ein solches schwierig zu entstärkendes Objekt. Auch Klebs (II pag. 352 und 377) hat festgestellt, daß durch Einlagerung von Tonerdesalzen in die Gallertscheide der Verkehr mit der Außenwelt erschwert wird.

Vielleicht ist außerdem noch die Tatsache zu berücksichtigen, daß die großen Pyrenoiden der Spirogyra neglecta außerordentlich viel Stärke gespeichert haben.

Zum Schluß seien noch die im Juli 1907 mit Elodea canadensis und Lemna trisulca ebenfalls in grünen Schalen und bei diffusem Licht angestellten Versuche erwähnt. Die Blättchen von Elodea enthielten in ihren Chlorophyllkörnern nur wenig Stärke, während die Lemna reichlich mit dem Assimilationsprodukt versehen war. Die Entstärkung kann bei dem ersten Versuchsobjekt nur in dem mittels Alkohol entfärbten Material deutlich beobachtet werden, weil bei einfacher Jodprobe die Differenz zwischen behandeltem und unbehandeltem Material zu klein ist. Für die Feststellung der Stärkeauflösung wurden Blättchen aus der unteren, mittleren und oberen Region des Sprosses verwendet. Bei Lemna beginnt die Entstärkung am Rand der Blattlamina. Sie läßt sich jedoch nicht durch das ganze Blatt vollständig durchführen.

Wie aus den folgenden Aufstellungen ersichtlich ist, sind für Elodea höhere Konzentrationen der Aluminiumsalze notwendig als für Lemna.

Elodea canadensis.

Al sulfuricum 0,02 $^0/_0$, Entstärkung nach 5 Tagen.
Al nitricum 0,02 $^0/_0$, " " 5 "
Al bichromicum 0,006 $^0/_0$, " " 4 "

Lemna trisulca.

Al sulfuricum 0,01 $^0/_0$, bedeutende Stärkeabnahme nach 4 Tagen.
Al nitricum 0,008 $^0/_0$, bedeutende Stärkeabnahme nach 4 Tagen.
Al bichromicum 0,005 $^0/_0$, bedeutende Stärkeabnahme nach 3 Tagen.

Entstärkungsversuche an Spirogyren, bei denen statt der Aluminiumsalze Aluminiumblech verwendet wurde, blieben ohne Erfolg. Hingegen konnte ich im Juli mit 0,007 $^0/_0$ Aluminiumsulfat innerhalb 5 Tagen auch dann Entstärkung erreichen, wenn die Gefäße mit dem Versuchsobjekt in einen Teich im Freien gesetzt wurden. Bei einem Versuch waren 51 $^0/_0$, bei dem zweiten bloß 43 $^0/_0$ entstärkt.

II. Permeabilität durch Aluminiumsalze.

I. Spirogyren.

a) Aluminiumsulfat.

Bei Anlaß der Entstärkungsversuche prüfte ich auch das plasmolytische Verhalten der mit Aluminiumsulfat behandelten Spirogyren. Ich machte dabei die auffallende Beobachtung, daß Kalisalpeter nicht mehr imstande war, normale Plasmolyse hervorzurufen; hingegen zog sich der Zellsaftraum zu einem oder zwei kugelförmigen Gebilden zu-

sammen, die gleiches Aussehen hatten wie die de Vriesschen Vakuolen.

Es mußte vorerst noch entschieden werden, ob auch andere plasmolysierende Stoffe die soeben besprochene Erscheinung zeigen und eventuell bis zu welchen Konzentrationen in auf- und absteigender Richtung.

Für die erste Abteilung dieser plasmolytischen Versuche verwendete ich Spirogyren, die während drei Tagen in 0,01 %iger Lösung von Aluminiumsulfat lagen. Die Spirogyren für die zweite Serie befanden sich gleich lang in destilliertem Wasser. Die Glasgefäße standen am Nordostfenster des Laboratoriums. Die Temperatur betrug durchschnittlich 16 ° C; es traten nur geringe Schwankungen ein.

In der folgenden Tabelle sind die Ergebnisse der anfangs Januar ausgeführten Versuche notiert.

Tab. VII.

Spirogyren 3 Tage in Al-Sulfat 0,01 %					Kontrolle: 3 Tage im dest. Wass.	
Kalisalpeter	10,1 %:	Keine Plasm.,	beständige	Zellsaftblasen		Plasmolyse
„	5,05 %:	„	„	„		„
„	2,5 %:	„	„	„		„
„	1,01 %:	„	—		Partielle	„
Glyzerin	11,7 %:	„	verschwindende	„		„
„	5,8 %:	„	„	„	Partielle	„
„	2,9 %:	„	„	„	Keine	„
„	1,4 %:	„	—		„	„
Rohrzucker	46 %:	„	„	„		„
„	23 %:	„	„	„	Partielle	„
„	11 %:	„	—		Keine	„
Traubenzucker	23 %:	„	„	„		„
„	11,5 %:	„	„	„		„
„	5,7 %:	„	„	„		„
„	2,3 %:	„	—		Keine	„

Die Zahlen bedeuten Gewichtsprozente, nur beim Glyzerin stellen sie Volumprozente dar.

Die Plasmolyse ist nach Abspülung des Aluminiumsalzes im destillierten Wasser in üblicher Weise zwischen Objekt- und Deckgläschen vorgenommen worden.

Die nach Zusatz von Kalisalpeter in den Spirogyrazellen entstandenen Zellsaftblasen dauerten einige Stunden an. In den drei anderen Agentien traten diese Gebilde nicht allgemein auf und verschwanden wieder nach kurzer Zeit.

Aus obigen tabellarischen Darstellungen ist ersichtlich, daß außer Kalisalpeter auch noch Glyzerin, Rohrzucker und Traubenzucker die mit Aluminiumsulfat behandelten Spirogyren nicht mehr zu plasmolisieren vermögen, auch dann nicht, wenn man verhältnismäßig hohe Konzentrationen anwendet. Die Bildung der Zellsaftblasen hört annähernd in derjenigen Konzentration auf, bei welcher die normale Zelle nicht mehr plasmolysiert wird.

Analoge Resultate erreichte ich mit Natriumsulfat, Ammoniumchlorid, Ammoniumsulfat, Kaliumacetat, neutr. weinsaurem Kalium und Harnstoff.

Antipyrin, das bekanntlich in das normale Protoplasma eindringt. erzeugt keine Vakuolen.

Diese Vorgänge erinnern an Erscheinungen, die von Hugo de Vries (pag. 488) in seinen „Plasmolytischen Studien über die Wand der Vakuolen“ geschildert werden. H. de Vries versuchte frische Spirogyren mittels 10 %iger KNO_3-Lösung zu plasmolysieren und machte dabei drei Beobachtungen:

1. Normale Plasmolyse; nachher starb das äußere Protoplasma und verlor seine Spannung; die Wand der Vakuole blieb gespannt.

2. Die Hautschicht wurde sofort fixiert; Kern und Chlorophyllkörper haften im toten Zustand an der Hautschicht; die Vakuolen liegen frei im Zellraum.

3. Der Protoplast wurde zwar in normaler Weise plasmolysiert, starb aber während dieses Prozesses, oft lange bevor die Kontraktion beendet war. Innerhalb des erstarrten und nur wenig kontrahierten Körpers isolierten sich die Vakuolen zu mehr oder weniger freien, kugeligen Blasen.

Man ist vielleicht geneigt, namentlich in dem zweiten Bild ein Analogon zu meinen Beobachtungen zu sehen. Und doch handelt es sich bei meinen Untersuchungen um einen in Ursache und Wirkung ganz anderen Vorgang.

De Vries operierte mit 10 %iger Salpeterlösung, die allmählich das Protoplasma tötete. Ich verwendete nebst der Konzentration von 1 Mol auch Lösungen von $^1/_2$ und $^1/_4$ Mol, mit welchen man erfahrungsgemäß ohne Schädigung plasmolysieren kann und die auch tatsächlich bei meinen Versuchen keine Veränderungen in den Zellen hervorriefen, die als Krankheitssymptom oder Merkmal bereits eingetretenen Todes hätten gedeutet werden können.

Daß bei meinen Experimenten die Erstarrung der Hautschicht im de Vriesschen Sinne keineswegs in Betracht kommt, zeigt uns der

folgende Versuch. Spirogyren, die 3 Tage lang in einer 0,01 %igen Lösung von Aluminiumsulfat eingetaucht waren und infolge dessen nicht mehr plasmolysierten, wurden in gewöhnliches Leitungswasser, in ausgekochtes Leitungswasser, in Regenwasser und destilliertes Wasser übertragen. Schon nach Verfluß von 5 Stunden beobachtete man in den aus den drei ersten Flüssigkeiten stammenden Algen nach Zusatz von $^1/_3$ Mol = 3,4 % Kalisalpeter schwache partielle Plasmolyse. Die Spirogyren aus dem destillierten Wasser plasmolysierten noch nicht. Nach 2 Tagen angestellte Beobachtungen ließen normale, totale Plasmolyse erkennen; einzig die Algen des destillierten Wassers hatten sich nicht mehr erholt im Sinne der Wiederplasmolysierbarkeit; die meisten Zellen waren tot.

Es gelingt somit, die Zellen in den plasmolysierbaren Zustand zurückzuführen, wenn man sie dem Einfluß des Aluminiumsalzes entzieht und in Leitungs- oder Regenwasser bringt. Die osmotische Spannungsfähigkeit der Hautschicht geht nicht verloren, Erstarrung ist also ausgeschlossen.

Wenn aber dem so ist, so muß die Ursache für das Nichteintreten der Plasmolyse in der Permeabilität des Plasmaschlauches liegen. Das Aluminiumsalz wird also in der Zelle eine solche Veränderung bewirken, daß die Barriere in der Hautschicht gehoben wird. Die normalerweise plasmolysierenden Agentien können dann ungehindert in den Zellkörper eindringen und rufen somit keine Kontraktion des Protoplasmas mehr hervor.

Über das mutmaßliche Wesen dieses Prozesses soll später berichtet werden.

Die minimale Dauer für die Wirkung des Aluminiumsalzes auf die Spirogyrazelle behufs Aufhebung der Impermeabilität beträgt für 0,01 %ige Lösungen im allgemeinen 2 Tage. Ich habe jedoch Fälle beobachtet, bei welchen sogar 1 Tag genügte.

Es soll nun im weiteren festgestellt werden, ob auch neutrale Salze und Zucker die Wiederplasmolysierbarkeit herbeiführen können.

Für die ersten in dieser Hinsicht angestellten Versuche verwendete ich $^1/_{10}$ Mol-Lösungen von Kochsalz, Kalisalpeter und Traubenzucker. Im Kontrollversuch figurierte Leitungswasser. Permeable Spirogyren (3 Tage in 0,01 %igem Aluminiumsulfat) befanden sich während 24 Stunden in diesen Flüssigkeiten. Die Plasmolyse mit 0,3 Mol Kalisalpeter ergab folgende Resultate.

Spirogyra aus:

1. Leitungswasser: Plasmolyse, Beginn nach 1/4 Std., Max. nach 3/4 Std.
2. Traubenzucker: „ „ „ 1/4 „ „ „ 3/4 „
3. Kochsalz: „ „ „ 1/3 „ „ „ 1 „
4. Kalisalpeter: schwache Plasmolyse, Beginn nach 1/3 Std.

Bei den frischen Spirogyren beginnt die Plasmolyse mit 3 % KNO_3 sofort und ist nach 1/2 Stunde beendigt.

Die Algen der Lösungen 2, 3 und 4 wurden dann in Leitungswasser gebracht und nach Verfluß von 20 Stunden neuerdings plasmolysiert. Die Kontraktion trat allgemein rascher ein als bei der ersten Untersuchung.

Die Spirogyren werden also auch in schwachen Lösungen von Traubenzucker, Kochsalz und Salpeter wieder impermeabel. In Traubenzucker erholen sie sich besser als in den beiden Salzen.

Dieser Umstand veranlaßte mich, auch mit mehrwertigen Alkoholen zu experimentieren. Von den dreiwertigen Alkoholen wählte ich das Glyzerin, von den sechswertigen den Mannit und dessen Isomerien Dulcit und Isodulcit, alle Stoffe in der Konzentration von 3/20 Mol. In die Lösungen dieser vier Verbindungen brachte ich permeable Spirogyren. Nach 40 Stunden erfolgte der Nachweis der Impermeabilität durch Plasmolyse mit 3 %igem Kalisalpeter. Die Plasmolyse verlief sehr ungleich; bei den Algen aus dem Isodulcit begann sie sofort und endigte nach einer halben Stunde; beim Dulcitmaterial beobachtete ich erst nach 15 Minuten schwache Kontraktion, totale Plasmolyse trat nach 50 Minuten ein. In Mannit und Glyzerin haben sich die Spirogyren nicht erholt.

Ein Vergleich zwischen den Wirkungen des Isodulcits einerseits und des Traubenzuckers und Regen- oder Leitungswassers andererseits fällt zugunsten des ersteren aus. In Isodulcit läßt sich der normale Zustand der Algen schon innerhalb 2 Tagen herstellen, während für Traubenzucker und Wasser 4 und 5 Tage notwendig sind, um wieder vollständige Plasmolyse zu erhalten.

Das hier verwendete chemisch reine Isodulcit wurde von Merck in Darmstadt bezogen.

Die dünnen Lösungen von Kochsalz, Traubenzucker und Isodulcit vermögen also wie das reine Wasser die Impermeabilität wieder herzustellen. Es drängt sich nun einem die Frage auf, ob diese Stoffe, besonders die organischen Substanzen, auch noch antagonistisch gegen Aluminiumsulfat wirken.

Versuche, für die ich 2,7 % Isodulcit in 0,02 % Aluminiumsulfat löste, bejahten die Frage für Isodulcit, indem die Spirogyren bei gleichzeitiger Einwirkung der beiden Stoffe ihre Impermeabilität nicht verloren.

Um eine genaue Prüfung dieser Verhältnisse durchzuführen, mußte noch eine Abstufung der beiden Teile des Gemisches in Betracht gezogen werden in der Art, daß jeweilen bei konstanter Konzentration des einen Stoffes diejenige des anderen Agens variierte. Es darf doch z. B. nicht von vornherein als ausgeschlossen angenommen werden, daß eine stärkere Konzentration des Aluminiumsulfates imstande ist, den entgegengesetzten Einfluß des Zuckers ganz oder teilweise aufzuheben.

Anordnung und Resultate dieser Versuche sollen im Folgenden mitgeteilt werden.

1. Traubenzucker.

Übertragung frischer Spirogyren in die unten verzeichneten Flüssigkeiten. Traubenzucker steigt auf 11,5 %, d. i. eine Konzentration, in welcher die Spirogyren unter gewöhnlichen Umständen plasmolysieren. Dauer 3 Tage; Temperatur 15 °C.

13. März 1906. Tab. VIII.

Spirogyra 3 Tage in	Plasmolyse nach 3 Tagen mit 3 % Kalisalpeter
1. Destill. Wasser	Normale Plasmolyse
2. Aluminiumsulfat 0,02 %	Keine „
3. 2,3 % Traubenz. in 0,02 % igem Al.-Sulfat.	Normale „
4. 4,6 % „ „ „ „	„ „
5. 6,9 % „ „ „ „	„ „
6. 9,2 % „ „ „ „	6 u. 7 schon in den Gemischen plasmolysiert
7. 11,5 % „ „ „ „	

Die Mischung 3 enthält auf je 97,7 ccm 0,02 % iges Aluminiumsulfat 2,3 g Zucker, 4 auf je 95,4 ccm 0,02 % iges Aluminiumsulfat 4,6 g Zucker usw. Der Traubenzucker ist wasserfrei und vollkommen rein, wie er zu analytischen Zwecken verwendet wird.

Nach 3 Tagen waren die Algen in den Gemischen 6 und 7 total, in den Lösungen 4 und 5 partiell plasmolysiert. Setzt man den Spirogyren aus 4 und 5 3 % igen Salpeter zu, so wird die Kontraktion vollständig. In 3 und 1 haben die Algen normales Aussehen; die Protoplasten erfüllen den Zellraum und plasmolysieren noch vollständig. Bei 2 ist Plasmolyse nicht mehr möglich, die Zellen sind permeabel.

Hinreichende Mengen von Traubenzucker annullieren den Einfluß des Aluminiumsalzes. Aus der Zusammenstellung ersehen wir ferner, daß hierzu bereits eine Konzentration von 2,3 % Zucker genügt.

Durch Änderung der Konzentration des Aluminiumsulfates erhalten wir die folgende Serie:

1. Aluminiumsulfat,
2. 2,3 % Zucker,
3. 2,3 % „ in 0,02 %igem Aluminiumsulfat,
4. 2,3 % „ „ 0,04 %igem „
5. 2,3 % „ „ 0,06 %igem „
6. 2,3 % „ „ 0,08 %igem „

Die Algen lagen drei Tage lang in den Lösungen. Hierauf versuchte ich, sie mit Salpeter zu plasmolysieren.

Das Material in 2, 3 und 4 zeigte normale Kontraktion. Die Spirogyren der Gemische 5 und 6 waren tot.

Die Fälle 3 und 4 bestätigen also den im vorhergehenden gezogenen Schluß betreffs Wirkung des Traubenzuckers. Außerdem zeigt uns der 4. Fall, daß der Zucker selbst in einer 0,04 %igen Aluminiumsulfatlösung das Protoplasma vor der Permeabilität zu schützen vermag.

2. Isodulcit.

In gleicher Weise wurde Isodulcit für die Versuche herangezogen. Die Wahl der Konzentrationen ist aus den folgenden beiden Aufstellungen ersichtlich.

5. April 1906. I.

1. Destilliertes Wasser,
2. 0,01 %iges Aluminiumsulfat.
3. 2,7 % Isodulcit in 0,01 %igem Aluminiumsulfat,
4. 2,7 % „ „ 0,04 %igem „
5. 2,7 % „ „ 0,07 %igem „
6. 2,7 % „

Nach fünf Tagen normale Plasmolyse mit Kochsalz (2 %) in den Algen 1, 3 und 6. 4 und 5 tot. 2 keine Plasmolyse.

II.

1. Destilliertes Wasser,
2. 2,7 % Isodulcit,
3. 2,7 % „ in 0,01 %igem Aluminiumsulfat,
4. 8,1 % „ „ 0,01 %igem „
5. 10,8 % „ „ 0,01 %igem „
6. 0,01 iges Aluminiumsulfat.

Untersuchungen nach fünf Tagen mit 2 %igem NaCl: 1 und 2 totale Kontraktion, die Algen aus 3 werden teils total, teils bloß partiell plasmolysiert, 6 keine Plasmolyse. 4 und 5: Die Spirogyren sind bereits im Gemisch plasmolysiert.

Das Verhalten des Isodulcits stimmt also im wesentlichen mit demjenigen des Traubenzuckers überein. Zu einem analogen Ergebnis führten mich entsprechende Versuche mit Glyzerin.

3. Natriumchlorid und Kalisalpeter.

Wenn ich auch noch mit Kochsalz und Salpeter experimentierte, so bezweckte ich damit, den Traubenzucker und das Isodulcit durch Verbindungen ohne Nährwert bzw. mit geringem Nährwert zu ersetzen, so daß nur noch der osmotische Faktor wesentlich in Betracht kommt.

Die Experimente wurden für beide Salze gleich ausgeführt. Es möge daher die Aufstellung für das Kochsalz genügen.

17. März 1906. Tab. IX.

Spirogyra 3 Tage in	Plasmolyse nach 2 Tagen mit 3 % Kalisalpeter
1. Destill. Wasser	Normale Plasmolyse
2. Aluminiumsulfat 0,01 %	Keine „
3. 0,585 % NaCl in 0,01 %igem Al-Sulfat	„ „
4. 1,17 % „ „ „ „	Partielle „
5. 1,75 % „ „ „ „	5, 6 u. 7: Schon in den Gemischen totale Plasmolyse
6. 2,34 % „ „ „ „	
7. 2,92 % „ „ „ „	

Erste plasmolytische Untersuchung der Algen nach 2 Tagen mit 3 %igem KNO_3: In 1 totale Plasmolyse, in 2 und 3 mit wenigen Ausnahmen keine Plasmolyse. Die Algen des vierten Versuchs waren schon in der Lösung $Al_2(SO_4)_3 + NaCl$ partiell, diejenigen des 5., 6. und 7. Versuchs total plasmolysiert. — Beobachtungen nach 2 weiteren Tagen wiesen in den drei ersten Nummern gleiche Resultate auf. In der Lösung Nr. 4 waren die meisten Algenfäden tot. Die Spirogyren der höheren Kochsalzkonzentrationen Nr. 5, 6 und 7 sind ebenfalls zugrunde gegangen.

Bei einer anderen Serie variierte die Konzentration des Aluminiumsalzes von 0,01 % bis 0,07 % (0,01, 0,04, 0,07); das Natriumchlorid wurde jeweilen zu 0,58 % gelöst. Die Spirogyren gingen in den Gemischen, die über 0,01 % Aluminiumsulfat enthielten, zugrunde; in der Lösung 0,58 % NaCl in 0,01 %igem Aluminiumsulfat wurden die Algen permeabel.

Gleiche Ergebnisse erzielte ich mit Kalisalpeter. Das Aluminiumsulfat übt also auch in einer Mischung mit Kochsalz oder Kalisalpeter

die ihm eigentümliche Wirkung auf die Zelle aus, sofern diese Salze in einer schwachen Konzentration ($^1/_{10}$ Mol) verwendet werden. Gegenüber höheren Konzentrationen vermag das Aluminiumsalz allerdings seinen Einfluß nicht mehr geltend zu machen. Die Aluminiumverbindung kann die frühzeitig eintretende Plasmolyse nicht aufhalten und später auch nicht mehr rückgängig machen. Es scheint, als ob die plasmolysierte Zelle unempfindlich wäre für die Permeabilitätswirkung des Aluminiumsulfates.

Man darf wohl annehmen, daß eine ähnliche Prüfung einer Menge anderer Verbindungen in bezug auf ihr Verhalten gegenüber dem Aluminiumsalz uns Veranlassung böte, diese Stoffe in zwei Gruppen einzuteilen. Die erste Abteilung wird diejenigen umfassen, welche den Einfluß des Aluminiumsulfates auf das Protoplasma aufheben: Traubenzucker, Isodulcit, Glyzerin usw. Die in dieser Hinsicht ohnmächtigen Verbindungen Kalisalpeter und Natriumchlorid weisen darauf hin, daß auch andere anorganische Neutralsalze sich gleich verhalten würden.

---

b) Andere Aluminiumsalze.

Es soll nun noch die Frage beantwortet werden, ob die Wirkung des Aluminiumsulfates auch anderen Verbindungen des Aluminiums zukommt und ob man vielleicht bei weiteren Gliedern der Aluminiumgruppe ein gleiches Verhalten feststellen kann wie beim Aluminiumsulfat. Außer der verschiedenen Aluminiumsalze prüfte ich noch Lanthan und Yttrium.

Sämtliche unten verzeichneten Salze stammen von Merck in Darmstadt. Al boricum löst sich sowohl im kalten wie auch im warmen Wasser nicht in der notwendigen Konzentration, weshalb ich dieses Salz ausschalten mußte. Das Al hypophosphorosum, von dem Merck bloß angibt, daß es in Wasser löslich sei, löst sich erst bei einer Verdünnung von 0,003 % bis auf verschwindend kleine Spuren. Das Versuchsmaterial befindet sich also in diesem Fall in einer gesättigten Lösung. Die Sättigungskonzentration liegt aber noch etwas unter 0,003 %. Aus der folgenden Aufstellung sind die äquimolekularen Gewichtsprozente ersichtlich, bezogen auf die Stammlösung 0,01 % Aluminiumsulfat.

Alle angeführten Salze, ausgenommen Al hypophosphorosum, sind leicht löslich im Wasser.

Tab. X.

Stoff	Formel	Mol.-Gewicht	Prozent
Aluminium sulfuricum	$Al_2(SO_4)_3 + 18\ H_2O$	666	0,1
" nitricum	$Al_2(NO_3)_6 + 18\ H_2O$	750	0,112
" hypophosphor. . . .	$Al_2(PO_2H_2)_6$	444	0,066
" bichromicum . . .	$Al_2(Cr_2O_7)_3$	705	0,106
" chloratum	$Al_2Cl_6 + 12\ H_2O$	483	0,072
Yttrium nitricum	$Y_2(NO_3)_6 + 12\ H_2O$	766	0,115
Lanthan nitricum	$La_2(NO_3)_6 + 12\ H_2O$	865	0,13

Die im Sommer 1906 bei Zimmertemperatur und in diffusem Licht angestellten Versuche mit diesen Salzen sind in den Tabellen XI und XII notiert.

Tabelle XI. In der ersten Kolonne steht jeweilen die chemische Formel des Salzes, das für die Überführung des Protoplasmas in den permeabeln Zustand verwendet wurde. Die Zahlen 0,005, 0,003 usw. benennen die Konzentration der betreffenden Verbindung. Die Lösungen sind annähernd äquimolekular zu 0,005 % Aluminiumsulfat. Eine Ausnahme bilden die Versuche C, F und G, für die konzentriertere Lösungen benützt wurden. Das Datum bezeichnet den Beginn des Versuches. Die Versuchsdauer findet man in der zweiten Kolonne. Daneben stehen die Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchungen mit Kalisalpeter, Kochsalz, Rohrzucker usw.

Die Tabelle XI sagt uns, daß die Permeabilität nicht nur mit Aluminiumsulfat, sondern allgemein durch die wasserlöslichen Salze des Aluminiums erzielt wird. Es genügen sehr schwache Lösungen. Die erforderliche Zeit schwankt zwischen 1 und 2 Tagen. Zellsaftblasen sind bloß noch bei KNO_3 beobachtet worden. Lanthan- und Yttriumnitrat zeigen gleiches Verhalten wie die Aluminiumsalze.

Spirogyren. 1. Permeabilität. Tab. XI.

Algen in	Während	Keine Plasmolyse mit	Mol
A $Al_2(SO_4)_3 + 18\ H_2O$ 0,005 % 13. Aug. 1906	1 Tag	Kalisalpeter (Zellsaftblasen) Natriumchlorid Aluminium chloratum Aluminium nitric. Rohrzucker	1/4, 1/2 1/4 1/10 1/10 1/3, 2/3
B $Al_2(NO_3)_6 + 18\ H_2O$ 0,005 % 13. Aug. 1906	2 Tagen	Kalisalpeter (Zellsaftblasen) Natriumchlorid Aluminium nitric. Rohrzucker Glyzerin	1/2 1/4 1/10 2/3 2/3

Tab. XI (Fortsetzung).

Algen in	Während	Keine Plasmolyse mit	Mol
C $Al_2Cl_6 + 12\ H_2O$ 0,005 % 13. Aug. 1906	2 Tagen	Kalisalpeter (Zellsaftblasen) Natriumchlorid Aluminium chloratum Rohrzucker Glyzerin	1/2 1/4 1/10 2/3 2/3
D $Al_2Cl_6 + 12\ H_2O$ 0,003 % 8. Aug. 1906	2 Tagen	Kalisalpeter (Zellsaftblasen) Calciumnitrat Strontiumnitrat Natriumchlorid Rohrzucker	1/2 1/2 1/2 1/4 1/3
E $Al_2(PO_2H_2)_6$ 0,003 % 8. Aug. 1906	2 Tagen	Natriumchlorid Kalisalpeter Calciumnitrat Rohrzucker Glyzerin	1/4 1/2 1/2 1/3, 2/3 2/3
F $La_2(NO_3)_6 + 12\ H_2O$ 0,013 % 8. Aug. 1906	1 Tag	Kalisalpeter (Zellsaftblasen) Natriumchlorid Calciumnitrat Rohrzucker Glyzerin	1/2 1/4 1/2 1/3, 2/3 2/3
G $Y_2(NO_3)_6 + 12\ H_2O$ 0,011 % 8. Aug. 1906	1 Tag	Kalisalpeter (Zellsaftblasen) Natriumchlorid Rohrzucker Glyzerin Harnstoff	1/4, 1/2 1/4 1/3 2/3 2/3

In der Tabelle XII sind die Versuche über die Wiederherstellung der Impermeabilität enthalten. Zur Erklärung greifen wir das Beispiel A heraus. In dem Versuch A der Zusammenstellung XI erhielten wir permeable Spirogyren. Dieses Material wurde für das gleichbenannte Experiment (A) der Tabelle XII verwendet, indem man es aus dem Aluminiumsulfat in eine 0,25 %ige Knopsche Nährlösung brachte. Es verstrichen 3 bzw. 4 Tage, bis die Algen wieder impermeabel waren. Der Versuch A auf Tabelle XII ist somit die Fortsetzung des auch mit A bezeichneten Experimentes auf Tabelle XI. In beiden Fällen sind dieselben plasmolytischen Agentien gebraucht worden. Die Knopsche Nährlösung hat sich als sehr geeignet erwiesen, weshalb sie in den folgenden Versuchen fast ausnahmslos auftritt. Die 1 %ige Stammlösung enthielt in 1 l destill. Wasser 10 g Nährsalze in folgendem Verhältnis: 4 Teile $Ca(NO_3)_2$ = 5,712 g, 1 Teil $MgSO_4$ = 1,428 g, 1 Teil KNO_3 = 1,428 g und 1 Teil KH_2PO_4 = 1,428 g.

2. Wiederherstellung der Impermeabilität. Tab. XII.

Algen des Versuches	In Knopsche Nährlösung	Nach	Wieder Plasmolyse mit	
			mit	Mol
A 14. Aug. 1906	0,25 %	3 Tagen	Kalisalpeter	1/2
			Aluminium chloratum	1/10
			Aluminium nitr.	1/10
			Rohrzucker	1/3, 2/3
		4 „	Kalisalpeter	1/4
			Natriumchlorid	1/4
B 15. Aug. 1906	0,20 %	4 Tagen	Kalisalpeter	1/2
			Aluminium nitr.	1/10
			Rohrzucker	2/3
			Glyzerin	2/3
		9 „	Natriumchlorid	1/4
C 15. Aug. 1906	0,25 %	2 Tagen	Rohrzucker	2/3
		4 „	Aluminium chloratum	1/10
			Rohrzucker	1/3
			Glyzerin	2/3
		7 „	Natriumchlorid	1/2
		9 „	Natriumchlorid	1/4
D 10. Aug. 1906	0,25 %	2 Tagen	Calciumnitrat	1/2
			Strontiumnitrat	1/2
			Rohrzucker	1/3
		3 „	Kalisalpeter	1/2
		5 „	Natriumchlorid	1/2
		7 „	Natriumchlorid	1/4
E 10. Aug. 1906	0,25 %	2 Tagen	Natriumchlorid	1/2
			Calciumnitrat	1/2
			Rohrzucker	1/3, 2/3
			Glyzerin	2/3
		5 „	Kalisalpeter	1/2
		7 „	Natriumchlorid	1/4
F 9. Aug. 1906	0,25 %	2 Tagen	Calciumnitrat	1/2
			Rohrzucker	1/3, 2/3
			Glyzerin	2/3
		7 „	Natriumchlorid	1/4
			Kalisalpeter	1/4
G 9. Aug. 1906	0,25 %	3 Tagen	Rohrzucker	1/3
			Glyzerin	2/3
			Harnstoff	2/3
		6 „	Kalisalpeter	1/2
			Natriumchlorid	1/4

2. Lemna und Elodea.

Die an den Spirogyren festgestellten Veränderungen gewinnen dadurch an Interesse und Bedeutung, daß es möglich ist, auch an anderen Objekten dieselbe Wirkung der Aluminiumsalze nachzuweisen. Zunächst untersuchte ich das Verhalten von Lemna trisulca und Elodea canadensis.

Beide Pflanzen wurden vor dem Versuche in destilliertem Wasser gewaschen. Die Salzlösungen sind im allgemeinen konzentrierter als bei den vorigen Experimenten. Ich lasse hier die Resultate folgen. Da die Aufstellung der Versuche genau in gleicher Weise durchgeführt wurde, darf ich auf eine weitere Erklärung verzichten.

Bei den Gesimsversuchen erblaßten oft die Chlorophyllkörner der Lemnarandzellen sowohl in den Salzlösungen wie auch im destillierten Wasser. Ich stellte deshalb die in der Tabelle erwähnten Lemnakulturen auf einen Schaft im Zimmer, wo die Entfärbung weniger weit fortschritt.

Lemna. 1. Permeabilität. Tab. XIII.

Lemna in	Während	Keine Plasmolyse mit	Mol
A 16. Aug. 1906 $Al_2(SO_4)_3 + 18\ H_2O$ 0,01 %	4 Tagen	Kalisalpeter Aluminium nitric. Rohrzucker	$^1/_2$ $^1/_{10}$ $^2/_3$
B 7. Sept. 1906 $Al_2(SO_4)_3 + 18\ H_2O$ 0,02 %	1 Tag	Kalisalpeter Glyzerin Rohrzucker	$^1/_1$ $^1/_1$ $^2/_3$
C 16. Aug. 1906 $Al_2(NO_3)_6 + 18\ H_2O$ 0,011 %	2 Tagen	Kalisalpeter Natriumchlorid Rohrzucker Glyzerin	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$
D 16. Aug. 1906 $Al_2Cl_6 + 12\ H_2O$ 0,007 %	4 Tagen	Natriumchlorid Aluminium chloratum Glyzerin	$^1/_2$ $^1/_{10}$ $^2/_3$
E 12. Sept. 1906 $Al_2Cl_6 + 12\ H_2O$ 0,0037 %	3 Tagen	Kalisalpeter Glyzerin Rohrzucker	$^1/_1$ $^1/_1$ $^2/_3$
F 20. Aug. 1906 $Al_2(Cr_2O_7)_3$ 0,005 %	1 Tag	Kalisalpeter Rohrzucker Glyzerin	$^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$
G 21. Aug. 1906 $Al_2(PO_2H_2)_6$ 0,003 %	3 Tagen	Natriumchlorid Rohrzucker Kalisalpeter	$^1/_2$ $^2/_3$ $^1/_2$
H 20. Aug. 1906 $Y_2(NO_3)_6 + 12\ H_2O$ 0,011 %	2 Tagen	Kalisalpeter Bariumchlorid Rohrzucker	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$
I 21. Aug. 1906 $La(NO_3)_6 + 12\ H_2O$ 0,013 %	9 Tagen	Kalisalpeter Bariumchlorid Rohrzucker	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$

2. Wiederherstellung der Impermeabilität. Tab. XIV.

Lemna des Versuches	In Knopsche Nährlösung	Nach	Wieder Plasmolyse mit	Mol
A 20. Aug. 1906	0,2 %	3 Tagen	Kalisalpeter Aluminium nitr. Rohrzucker	$^1/_2$ $^1/_{10}$ $^2/_3$
B 8. Sept. 1906	0,2 %	3 Tagen	Kalisalpeter Glyzerin Rohrzucker	$^1/_1$ $^1/_1$ $^2/_3$
C 18. Aug. 1906	(Leitungswasser)	4 Tagen	Kalisalpeter Natriumchlorid Rohrzucker Glyzerin	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$
D 20. Aug. 1906	0,2 %	5 Tagen	Natriumchlorid Aluminium chloratum Glyzerin	$^1/_2$ $^1/_{10}$ $^2/_3$
E 15. Sept. 1906	0,2 %	5 Tagen	Kalisalpeter Glyzerin Rohrzucker	$^1/_1$ $^1/_1$ $^2/_3$
F 21. Aug. 1906	0,2 %	6 Tagen	Kalisalpeter Rohrzucker Glyzerin	$^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$
G 24. Aug. 1906	0,2 %	5 Tagen	Natriumchlorid Rohrzucker Kalisalpeter	$^1/_2$ $^2/_3$ $^1/_2$
H 22. Aug. 1906	0,2 %	5 Tagen	Kalisalpeter Bariumchlorid Rohrzucker	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$
I 30. Aug. 1906	0,2 %	5 Tagen	Kalisalpeter Bariumchlorid Rohrzucker	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$

Für die Experimente mit Elodea legte ich jeweilen einige Sprossen in die Salzlösung und kontrollierte dann die plasmolytischen Eigenschaften an drei Stellen, indem ich dabei Blättchen von dem Grunde, der Mitte und der Spitze des Sprosses untersuchte.

Elodea. 1. Permeabilität. Tab. XV.

Elodea in	Während	Keine Plasmolyse	
		mit	Mol
A 2. Aug. 1906 $Al_2(SO_4)_3 + 18\,H_2O$ 0,02 %	5 Tagen	Strontiumnitrat Glyzerin Rohrzucker	$^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$
B 15. Aug. 1906 $Al_2(NO_3)_6 + 18\,H_2O$ 0,022 %	5 Tagen	Natriumchlorid Strontiumnitrat Rohrzucker	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$
C 20. Aug. 1906 $Al_2Cl_6 + 12\,H_2O$ 0,028 %	8 Tagen	Kaliumchlorid Kalisalpeter Glyzerin	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$
D 25. Aug. 1906 $Al_2(Cr_2O_7)_3$ 0,005 %	4 Tagen	Strontiumnitrat Rohrzucker Traubenzucker	$^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$
E 30. Aug. 1906 $Y_2(NO_3)_6 + 12\,H_2O$ 0,04 %	7 Tagen	Strontiumnitrat Glyzerin Traubenzucker	$^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$

2. Wiederherstellung der Impermeabilität. Tab. XVI.

Elodea des Versuches	In Knopsche Nährlösung	Nach	Wieder Plasmolyse	
			mit	Mol
A 7. Aug. 1906	(Leitungswasser)	3 Tagen	Strontiumnitrat Glyzerin Rohrzucker	$^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$
B 20. Aug. 1906	0,25 %	3 Tagen	Natriumchlorid Strontiumnitrat Rohrzucker	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$
C 28. Aug. 1906	0,25 %	4 Tagen	Kaliumchlorid Kalisalpeter Glyzerin	$^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$
D 29. Aug. 1906	0,25 %	4 Tagen	Strontiumnitrat Rohrzucker Traubenzucker	$^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$
E 6. Sept. 1906	0,25 %	3 Tagen	Strontiumnitrat Glyzerin Traubenzucker	$^1/_2$ $^2/_3$ $^2/_3$

3. Hydrocharis und Trianea.

Die Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae und Trianea bogotensis wurden in den Bereich unserer Untersuchungen gezogen, um den Einfluß der Permeabilitätsänderung auf die Protoplasmaströmung zu beobachten. Die bei einer maximalen Temperatur von 23° C ausgeführten Versuche fallen in die Monate Juni und Juli 1906 bzw. 1907. Die Versuchsobjekte waren auf einem Arbeitstisch am Fenster aufge-

stellt. Es wurden jeweils ganze Pflänzchen auf die Aluminiumsalzlösungen gesetzt. Die Hydrocharispflänzchen kultivierte ich stets unter einer Glasglocke, um die Blättchen mittels feuchter Luft vor dem Welken zu schützen.

An den Wurzelhaaren hafteten stets kleine Erdpartikel, deren Entfernung durch Waschen in destilliertem Wasser versucht wurde. Das Reinigen war aber ohne Beschädigung der sehr zarten Wurzelhaare nicht möglich. Ich schnitt deshalb die Wurzeln ab und brachte die Pflänzchen in Leitungswasser, in welchem sich innerhalb einigen Tagen neue, reine Wurzeln entwickelten.

Vorerst soll durch einige Beispiele gezeigt werden, daß auch das Protoplasma der Wurzelhaare von Hydrocharis unter dem Einfluß der Aluminiumsalze die Impermeabilität einbüßt. Darauf folgen die Versuche über die Wiederherstellung der Impermeabilität mittels Leitungswasser.

Hydrocharis. 1. Permeabilität. Tab. XVII.

	Hydrocharis in	Während	Keine Plasmolyse	
			mit	Mol
A	9. Juni 1907 $Al_2(SO_4)_3 + 18\ H_2O$ 0,008 %	5 Tagen	Natriumchlorid Kalisalpeter (Zellsaftblasen) Strontiumnitrat Aluminium sulfur. Ammoniumchlorid	$^1/_4$, $^1/_2$, $^1/_1$ $^1/_4$, $^1/_1$ $^1/_2$ $^1/_{10}$ $^1/_8$
B	3. Juli 1907 $Al_2(NO_3)_6 + 18\ H_2O$ 0,004 %	4 Tagen	Natriumchlorid Glyzerin Traubenzucker Strontiumnitrat	$^1/_2$ $^3/_4$ $^1/_2$ $^1/_2$
C	23. Juni 1907 $Al_2(NO_3)_6 + 18\ H_2O$ 0,008 %	2 Tagen	Natriumchlorid Calciumnitrat Kaliumchlorid Traubenzucker Glyzerin	$^1/_4$ $^1/_4$ $^1/_2$ $^1/_4$ $^1/_2$
D	22. Juni 1907 $Al_2Cl_6 + 12\ H_2O$ 0,004 %	6 Tagen	Kalisalpeter (Zellsaftblasen) Bariumchlorid Kaliumchlorid Strontiumnitrat Glyzerin	$^1/_4$, $^1/_2$ $^1/_2$ $^1/_2$ $^1/_2$ $^2/_3$
E	3. Juli 1907 $Al_2(Cr_2O_7)_3$ 0,003 %	4 Tagen	Bariumchlorid Natriumchlorid Traubenzucker	$^1/_2$ $^1/_2$ $^1/_4$

2. Wiederherstellung der Impermeabilität. Tab. XVIII.

Hydrocharis des Versuches	In	Nach	Wieder Plasmolyse	
			mit	Mol
A 14. Juni 1907	Leitungswasser	4 Tagen	Natriumchlorid Kalisalpeter Strontiumnitrat Aluminium sulf. Ammoniumchlorid	1/2, 1/1 1/4, 1/1 1/2 1/10 1/3
B 7. Juli 1907.	Leitungswasser	5 Tagen	Natriumchlorid Glyzerin Traubenzucker Strontiumnitrat	1/2 2/3 1/2 1/2
C 25. Juni 1907	Leitungswasser	6 Tagen	Natriumchlorid Calciumnitrat Kaliumchlorid Traubenzucker Glyzerin	1/4 1/4 1/2 1/4 1/2
D 28. Juni 1907	Leitungswasser	4 Tagen	Kalisalpeter Bariumchlorid Kaliumchlorid Strontiumnitrat Glyzerin	1/4, 1/1 1/2 1/2 1/2 2/3
E 7. Juli 1907	Leitungswasser	7 Tagen	Bariumchlorid Natriumchlorid Traubenzucker	1/2 1/2 1/4

Die Wurzelhaare von Hydrocharis wurden auch noch für die Untersuchungen über die Beziehung zwischen Protoplasmaströmung und Permeabilität verwendet.

Die Ergebnisse werden in einem besonderen Abschnitt (vide III. Hauptteil) erörtert.

Im folgenden stelle ich noch die Versuche mit Trianea in eine Tabelle zusammen. Die Experimente sind unter den bei Hydrocharis erwähnten Bedingungen ausgeführt worden; für die Wiederherstellung der Impermeabilität wurde jedoch statt des Leitungswassers wieder Knopsche Nährlösung benützt.

Trianea. 1. Permeabilität. Tab. XIX.

Trianea in	Während	Keine Plasmolyse	
		mit	Mol
A 11. Aug. 1906 $Al_2(SO_4)_3 + 18\,H_2O$ 0,008 %	4 Tagen	Natriumchlorid Natriumsulfat Glyzerin Kalisalpeter	1/4 1/3 2/3 1/4

Tab. XIX (Fortsetzung).

Trianea in	Während	Keine Plasmolyse	
		mit	Mol
B 5. Sept. 1906 $Al_2(NO_3)_6 + 18\,H_2O$ 0,008 %	4 Tagen	Kalisalpeter Glyzerin Natriumsulfat	$^1/_4$ $^3/_4$ $^1/_3$
C 11. Aug. 1906 $Al_2Cl_6 + 12\,H_2O$	5 Tagen	Kalisalpeter Glyzerin Rohrzucker Natriumchlorid	$^1/_4$ $^1/_2$ $^1/_3$ $^1/_4$
D 21. Mai 1907 $Al_2(Cr_2O_7)_3$ 0,003 %	4 Tagen	Kalisalpeter Natriumchlorid Glyzerin	$^1/_4$ $^1/_4$ $^3/_4$
E 21. Mai 1907 $La_2(NO_3)_6 + 12\,H_2O$ 0,013 %	4 Tagen	Kalisalpeter Kochsalz Glyzerin	$^1/_4$ $^1/_4$ $^2/_3$

2. Wiederherstellung der Impermeabilität. Tab. XX.

Trianea des Versuches	In Knopscher Nährlösung	Nach	Wieder Plasmolyse	
			mit	Mol
A 15. Aug. 1906	0,2 %	3 Tagen 3 „ 3 „ 7 „	Natriumchlorid Natriumsulfat Glyzerin Kalisalpeter	$^1/_4$ $^1/_3$ $^2/_3$ $^1/_4$
B 9. Sept. 1906	0,2 %	6 Tagen 7 „	Natriumchlorid Natriumsulfat Glyzerin Kalisalpeter	$^1/_4$ $^1/_3$ $^2/_3$ $^1/_4$
C 16. Aug. 1906	0,2 %	4 Tagen 5 „	Kalisalpeter Glyzerin Rohrzucker Natriumchlorid	$^1/_4$ $^1/_2$ $^1/_3$ $^1/_4$
D 25. Mai 1907	0,2 %	7 Tagen	Kalisalpeter Natriumchlorid Glyzerin	$^1/_4$ $^1/_4$ $^2/_3$
E 25. Mai 1907	0,2 %	7 Tagen	Kalisalpeter Natriumchlorid Glyzerin	$^1/_4$ $^1/_4$ $^2/_3$

4. Kontrollversuche.

Sämtlichen Entstärkungs- und Permeabilitätsversuchen wurde stets eine Kotrolle mit destilliertem Wasser zu Seite gestellt. Außerdem prüfte ich noch bei allen Versuchsobjekten die Wirkung einer Menge verschiedener Salze in differenten Konzentrationen (Brechweinstein, Kalialaun, schwefelsaures Magnesium, borsaures und kohlensaures Natron, kohlensaures Kali usw.). Keine Verbindung zeigte ein gleiches Verhalten

gegenüber dem Protoplast wie die Aluminiumsalze. Es seien an dieser Stelle einige Kontrollversuche für Lemna trisulca und Spirogyra notiert. Bei den anderen Untersuchungsobjekten verzichtete ich auf ein derartiges Verzeichnis, um Wiederholungen zu vermeiden.

a) Lemna trisulca. Tab. XXI.

Lemna trisulca in	Während	Noch Plasmolyse mit
$MgSO_4 + 7\,H_2O$ 0,0037 % aequim. 0,01 % $Al_2(SO_4)_3$	2 Tagen 4 „ 7 „ 8 „ 10 „ 13 „	Natriumchlorid $^1/_2$, Rohrzucker $^2/_3$ Strontiumchlorid $^1/_2$ Calciumnitrat $^1/_2$ Glyzerin $^2/_3$ Bariumchlorid $^1/_2$, Rohrzucker $^2/_3$ Kalisalpeter $^1/_2$
$MgSO_4 + 7\,H_2O$ 0,01 % aequim. 0,027 % $Al_2(SO_4)_3$	2 Tagen 4 „ 9 „ 13 „ 15 „	Natriumchlorid $^1/_2$, Strontiumnitrat $^1/_2$ Kaliumchlorid $^1/_2$, Rohrzucker $^2/_3$ Al. chloratum $^1/_{10}$ (part.), Glyzerin $^2/_3$ Bariumchlorid $^1/_2$ Kalisalpeter $^1/_2$
$AlK(SO_4)_2 + 12\,H_2O$ 0,007 % aequim. 0,01 % $Al_2(SO_4)_3$	7 Tagen	Strontiumnitrat $^1/_2$ Kaliumchlorid $^1/_2$
$Na_2B_4O_7 + 10\,H_2O$ 0,01 % aequimol. $2 \times 0{,}01$ % $Al_2(SO_4)_3$	2 Tagen 4 „ 7 „ 8 „ 11 „ 14 „ 15 „	Al. chloratum $^1/_{10}$ (part.), Kalisalpeter $^1/_2$ Kaliumchlorid $^1/_2$, Rohrzucker $^2/_3$ Kaliumchlorid $^1/_2$, Glyzerin $^2/_3$ Calciumnitrat $^1/_2$, Rohrzucker $^2/_3$ Kaliumnitrat $^1/_2$, Al. sulf. $^1/_{10}$ (part.) Kalisalpeter $^1/_2$, Rohrzucker $^2/_3$ Traubenzucker $^2/_3$
$Na_2CO_3 + 10\,H_2O$ 0,01 % aequimol. $2^1/_2 \times 0{,}01$ % $Al_2(SO_4)_3$	2 Tagen 6 „ 8 „ 11 „ 14 „	Kaliumchlorid $^1/_2$, Traubenzucker $^2/_3$ Glyzerin $^1/_1$ Kalisalpeter $^1/_2$, Traubenzucker $^2/_3$ Kaiiumchlorid $^1/_2$ Rohrzucker $^2/_3$, Kalisalpeter $^1/_2$
K_2CO_3 0,01 % aequimol. $5 \times 0{,}01$ % $Al_2(SO_4)_3$	4 Tagen 6 „ 8 „ 11 „ 14 „	Calciumnitrat $^1/_2$ Glyzerin $^1/_2$ Kaliumchlorid $^1/_2$ Rohrzucker $^2/_3$ Kalisalpeter $^1/_2$
Destill. Wasser	15 Tagen	Mit den verschiedenen Agentien

Die Objekte bewahrten in diesen Agentien ihr frisches Aussehen während der ganzen Versuchsdauer. Es trat auch beim Vergleich mit dem Material aus dem destillierten Wasser kein Unterschied hervor. — Im Folgenden seien noch die Kontrollversuche mit Brechweinstein und Schwefelsäure an Spirogyra dargestellt.

b) Spirogyra in Brechweinstein.

1. Versuch. Spirogyra in 0,01 % Brechweinstein [0,0099 % ($KSbO \cdot C_4H_4O_6)H_2O$ aequimol. 0,01 % $Al_2(SO_4)_3$]: Nach 11 Tagen noch normale Plasmolyse mit $Sr(NO_3)_2$ $^1/_2$ Mol.
2. Versuch. Spirogyra in 0,02 % Brechweinstein. Nach 9 Tagen normale Plasmolyse mit $Sr(NO_3)_2$ $^1/_2$ Mol. In beiden Fällen zeigten die Algen gleiches Aussehen wie frische Spirogyren.
3. Versuch. Die Konzentration des Brechweinsteins erfuhr während des 3. Versuches (April 1907) eine allmähliche Steigerung. Die Spirogyren lagen

vom	17. IV.	vorm.	11 Uhr	bis	17. IV.	nachm.	4 Uhr	in	0,005 %	Brechweinstein,
„	17. IV.	nachm.	4 „	„	18. IV.	„	6 „	„	0,001 %	„
„	18. IV.	„	6 „	„	19. IV.	vorm.	11 „	„	0,02 %	„
„	19. IV.	vorm.	11 „	„	20. IV.	„	10 „	„	0,025 %	„
„	20. IV.	„	10 „	„	20. IV.	nachm.	5 „	„	0,03 %	„
„	20. IV.	nachm.	5 „	„	25. IV.	„	7 „	„	0,035 %	„

Am 21. April vorm. 11 Uhr plasmolysierten die Spirogyren noch normal. 4 Tage später waren $^7/_{10}$ der Fäden tot; die übrigen Spirogyren konnten noch plasmolysiert werden.

c) Spirogyra mit Schwefelsäure.

Wir verwendeten konzentrierte, für analytische Zwecke hergestellte Schwefelsäure und ließen diese in fünf verschiedenen Verdünnungen auf die Spirogyren einwirken.

0,005 Vol.-Proz.: Sämtliche Spirogyren waren nach 1 Tage tot.

0,001 Vol.-Proz.: Algen nach 2 Tagen tot.

0,0005 Vol.-Proz.: Nach 3 Tagen 80 % tot, der Rest zeigt normale Plasmolyse.

0,0001 Vol.-Proz.: Nach 3 Tagen 75 % tot, bei den übrigen Fäden normale Plasmolyse.

0,00005 Vol.-Proz.: Nach 4 Tagen überall normale Plasmolyse. Nach 7 Tagen 90 % der Fäden tot.

Wie diese Aufstellung zeigt, vermag auch die Schwefelsäure keine Permeabilität hervorzurufen.

---

5. Zellsaftblasen.

Es sei an dieser Stelle noch ein Wort über die bei meinen plasmolytischen Versuchen beobachteten Zellsaftblasen gestattet. Man ersieht aus den Permeabilitätstabellen des zweiten Abschnittes, daß diese Blasen nur ausnahmsweise entstehen. Sie zeigen sich beinahe immer, wenn man der mit einem Aluminiumsalz behandelten Zelle Kalisalpeter

zusetzt. Bei Anwendung anderer plasmolytischer Agentien treten sie jedoch nur selten auf. Es vermögen also nicht alle Stoffe sofort auch durch die innere Plasmahaut einzudringen, und zwar tritt die größere Resistenz der Vakuolenhaut vorwiegend gegenüber dem Kalisalpeter auf.

Sofern in dem Versuchsmaterial Blasen erscheinen, weisen die Zellen gewöhnlich zwei gleich große, kugelförmige, in seltenen Fällen auch ellipsoidische Gebilde auf, die scharf begrenzt sind und schon bei schwacher Vergrößerung deutlich hervortreten. Sie liegen in der Längsachse der Zelle, gegen die beiden Enden verschoben. Ausnahmsweise beobachtet man eine unsymmetrische Anordnung. Ich habe auch Zellen mit drei und mehr Zellsaftblasen getroffen; diese sind dann durchweg kleiner, oder es kommen eine große und mehrere kleine vor.

Die Bildung der Blasen beginnt entweder sofort oder nach wenigen Minuten, nachdem das Reagens mit der Zelle in Berührung gekommen ist. Der Zellsaft wird derart komprimiert, daß in der Mitte der Spirogyrazelle eine anfänglich nur schwache Einschnürung entsteht. Dieser Vorgang schreitet dann fort und endigt mit einer Teilung der ursprünglichen Vakuole in zwei Blasen. Dabei tritt die Vakuolenhaut außer in der Einschnürung noch an den beiden Enden der Zelle zurück, um sich immer mehr der Kugelgestalt zu nähern.

Wenn wir die Zellen mit destilliertem Wasser auswaschen, so werden die Blasen wieder größer. Die Vakuolenhaut dehnt sich aus, indem sie sich gegen die Membran zurückzieht, die Blasen verschwinden. Sofern man die Zelle in der plasmolytischen Lösung beläßt, so dehnen sich die Vakuolen nur sehr langsam aus.

6. Plasmolytisches Verhalten von Aluminiumpflanzen.

Bekanntlich enthält die Asche einiger Lycopodinae sehr viel Aluminium. Diese Pflanzen stehen somit normalerweise unter dem Einfluß von Aluminiumsalzlösungen, also unter ähnlichen Verhältnissen wie unsere Versuchsobjekte. Man könnte deshalb zu der Annahme neigen, daß auch das Protoplasma dieser Aluminiumpflanzen permeabel sei. Plasmolytische Untersuchungen mit den Reagentien Kalisalpeter ($^1/_2$ Mol) und Strontiumnitrat ($^1/_2$ Mol) an Blatt-, Stengel- und Wurzelzellen von Lycopodium clavatum, L. inundatum, L. alpinum, L. annontinum und Selaginella Martensii zeigten jedoch normale Kontraktion des Zellinnern. Die Plasmolyse begann nach 2 bis 6 Minuten und war durchschnittlich nach 20 Minuten beendet.

Offenbar bietet der natürliche Nährboden jenen Pflanzen die Aluminiumsalze in zu schwachen Konzentrationen. Wie bereits in der

Einleitung dargelegt wurde, enthalten auch die Mineralquellen die Aluminiumsalze in Konzentrationen, die im allgemeinen weit unter denjenigen stehen, die wir für unsere Versuche verwendeten.

Die für diese Versuche verwendeten Lycopodien stammten vom Feldberg und wurden in ganz frischem Zustand untersucht.

III. Permeabilität und Protoplasmaströmung.

Bei Anlaß der im 3. Teil des II. Abschnittes erwähnten Permeabilitätsversuche an Hydrocharis und Trianea wurde beobachtet, daß die Protoplasmaströmung in den permeabeln Wurzelhaaren fortbesteht. Es wurden daher noch Untersuchungen über eventuelle Geschwindigkeitsänderung während der Überführung der Zellen in den permeabeln Zustand angestellt, deren Ergebnisse hier folgen.

Die Protoplasmaströmung wurde an den Wurzelhaaren von Hydrocharis gemessen. Da die Plasmaströme in den älteren Wurzelhaaren bedeutend schneller fließen als in den jüngeren, wurden stets gleichalterige Objekte zum Vergleich herangezogen. Das jeweilen aus der mittleren Region der Wurzel geschnittene Stück wurde in der Lösung des Aluminiumsalzes sehr sorgfältig auf das Objektgläschen gezogen, um eine Schnelligkeitsänderung zu verhindern. Temperatur, Licht und Druck des Deckglases fallen bei unseren vergleichenden Versuchen nicht in Betracht.

Al chloratum. Ganzes Hydrocharispflänzchen 4 Tage in Al chloratum 0,003 %. Hierauf Messung der Geschwindigkeit an zehn Wurzelhaaren. Durchschnittliche Geschwindigkeit 0,011 mm sec. Das Protoplasma ist noch impermeabel; nach Zusatz von Strontiumnitrat $^1/_2$ Mol wird die Strömung sofort langsamer und nach 2 Minuten ist bereits totale Plasmolyse eingetreten.

Das gleiche Versuchsobjekt 3 Tage später: mittlere Geschwindigkeit 0,010 mm sec, Protoplasma permeabel, keine Plasmolyse mit Strontiumnitrat $^1/_2$ Mol und Kaliumchlorid $^1/_2$ Mol.

Zwei andere Wurzeln des gleichen Pflänzchens: durchschnittliche Geschwindigkeit in den Wurzelhaaren 0,012 mm sec. Das Protoplasma ist auch permeabel; denn mit Kalisalpeter $^1/_4$ und $^1/_1$ Mol entsteht keine Plasmolyse, bei Zusatz von $^1/_4$ Mol KNO_3 hört die Strömung nach 8 Minuten auf, bei 1 Mol beinahe plötzlich.

Al nitricum. Hydrocharispflänzchen vier Tage in 0,004 %iger Lösung. Mittlere Geschwindigkeit in drei Wurzeln 0,014 mm sec. Protoplasma permeabel. Keine Plasmolyse mit

Kalisalpeter	$^1/_2$ Mol,	Strömung	hört	auf	nach	3	Minuten,	
Natriumkarbonat	$^1/_2$,,	,,	,,	,,	,,	5	,,	
Kochsalz	$^1/_2$,,	,,	,,	,,	,,	1	,,	
Traubenzucker	$^1/_4$,,	,,	noch	vorhanden	nach	$^3/_4$	Std.	

Die Strömung kehrt nicht mehr zurück, wenn die Präparate mit destilliertem Wasser ausgewaschen werden.

Destilliertes Wasser. Die Wurzelhaare eines Hydrocharispflänzchens, das auch vier Tage in destilliertem Wasser lag, plasmolysierten noch normal und wiesen eine durchschnittliche Geschwindigkeit von 0,015 mm sec. auf.

Die Geschwindigkeit der Plasmaströmung nimmt also infolge der Einwirkung der Aluminiumsalze um einen sehr kleinen Betrag ab, der Unterschied zwischen Al nitricum und destilliertem Wasser ist bloß 0,001 mm sec, d. h. $^1/_{15}$ der normalen Geschwindigkeit.

Die Mechanik der Protoplasmabewegungen ist noch unaufgeklärt. Die Meinungen betreffs der Faktoren, die diese Bewegungen hervorrufen, gehen, wie A. J. Ewart in seiner Abhandlung „On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants“ einläßlich zeigt, ebenfalls weit auseinander. Gerade deshalb scheint aber die oben festgestellte Tatsache, daß trotz der Permeabilität die Strömung fortbesteht, von Wichtigkeit zu sein. Allerdings kann diese Erscheinung nicht ohne weitere Untersuchungen eine Entscheidung in der schwierigen Frage der Protoplasmabewegungen herbeiführen; immerhin darf sie als ein nicht unbedeutender Beitrag zu der Erforschung der Protoplasmaströmung betrachtet werden.

IV. Versuche über den Nachweis des Eindringens der Stoffe nach der Behandlung mit Aluminiumsalzen.

Im vorhergehenden wurde gezeigt, daß die Zellen nach der Behandlung mit verschiedenen Aluminiumsalzen nicht mehr plasmolysieren. Die plasmolysierenden Substanzen vermögen auch in hohen Konzentrationen keine Plasmolyse hervorzurufen. Damit ist aber ein indirekter Beweis für die Permeabilität des Protoplasmas erbracht. Da die Zellen bei unseren Versuchen ihre volle Turgeszenz behalten, so kann jedoch das Protoplasma durch die Aluminiumbehandlung nicht auch extrameabel geworden sein für diejenigen Stoffe, welche die Turgeszenz hervorrufen.

Es drängt sich nun die Frage auf, ob es möglich sei, den eingedrungenen Stoff auch direkt mittels eines Reaktionsverfahrens nachzuweisen.

Geht man an die Lösung dieser Frage, so muß man beachten, daß die anzuwendende Reaktion äußerst empfindlich sein muß, da es sich nur um minimale Mengen handelt.

Eine Spirogyrazelle von 174 μ Länge und 29 μ Durchmesser hat einen Inhalt von 115000 μ^3. Nehmen wir an, der Zellraum sei vollständig mit einer 10%igen Salpeterlösung erfolgt, so ergibt eine einfache Berechnung für den darin enthaltenen Salpeter ein Gewicht von 0,000000011 g oder 0,000011 mg. Das Gewicht des Salpeters in einem 1875 μ langem und 54 μ dicken Wurzelhaar von Trianea beträgt 0,0000004 g oder 0,0004 mg.

Diese Zahlen müssen noch bedeutend reduziert werden, wenn wir ein der Wirklichkeit entsprechendes Resultat haben wollen, da wir bei unseren Berechnungen von der Annahme ausgingen, der Zellraum enthalte nur Salpeterlösung.

Für den direkten Nachweis der eingedrungenen Stoffe verwendete ich zuerst Wurzelhaare von Hydrocharis und Trianea, die in üblicher Weise mit Aluminiumsulfat behandelt waren. Als nachzuweisende Substanzen wurden Kalisalpeter, Calciumnitrat, Natrium- und Magnesiumsulfat benutzt und zwar in Konzentrationen von $^1/_{20}$ und $^1/_{10}$ Mol.

Die Wurzelhaare befanden sich während 15 Minuten, 30 Minuten, in einigen Fällen noch länger in den Salzlösungen. Die angewendeten Reaktionen seien im folgenden in Kürze angegeben.

KNO_3 1. K mit Platinchlorid (noch 0,5 Milliog. K nachweisbar).
2. NO_3 mit Diphenylamin + Schwefelsäure.

$Ca(NO_3)_2$ 3. Ca mit Natriumsulfat (bis 0,04 Milliog. Ca nachweisbar).
4. Na_3 mit Diphenylamin + Schwefelsäure.

Na_2SO_4 5. SO_4 mit Bariumchlorid.

$MgSO_4$ 6. Mg mit Natriumphosphat + Ammoniak (noch nachweisbar 0,0012 Milliog. Mg).
7. SO_4 mit Bariumchlorid.

Keine dieser sieben Reaktionen wies einen Niederschlag bzw. eine Färbung im Zellinnern auf. Selbst farbige, deutliche Niederschläge wie das gelbe kristallinische Kaliumplatinchlorid der ersten Reaktion konnten im Innern der Zelle nicht beobachtet werden. An den Wurzelhaaren entstanden allerdings oft schwache Niederschläge, trotzdem ich die Haare vor Zusatz des Reagens zwei und dreimal in destilliertem Wasser wusch; entweder haftete immer noch Salzlösung an den Haaren oder die Zellhaut war von den gelösten Substanzen imbibiert.

Herr Prof. Dr. H. Kreis machte mich auf die für den Nachweis von Salpeter außerordentlich empfindliche Nitronreaktion aufmerksam. Eine 10 %ige Lösung von Nitron (Diphenyl-endanilo-dihydrotriazol) in 5 %iger Essigsäure fällt nämlich aus dem Salpeter noch in einer Verdünnung von 1 : 133000 Nitronnitrat, welches in weißen Nadeln krystallisiert (Paal pag. 410 und Busch pag. 4055).

Permeable Spirogyrafäden wurden in 2,5 %ige Kalisalpeterlösung übertragen, dann dreimal in destilliertem Wasser ausgewaschen; hierauf folgte auf dem Objektglas unter dem Mikroskop Zusatz von Nitronlösung. An der Oberfläche traten weiße Nadeln auf; im Zellinnern, sowohl im Protoplast wie auch im Zellsaft, blieb jedoch der Niederschlag aus. Wird der Algenfaden direkt aus dem Salpeterbad mit Nitron behandelt, so entsteht in der Flüssigkeit außerhalb der Zellen ein derart dichter Niederschlag, daß die Fäden unsichtbar werden. Wenn man dann die Spirogyren mit destilliertem Wasser von diesem Nitronnitrat befreit, so kann man das Innere der Zellen wieder leicht mit dem Mikroskop untersuchen. Es gelingt jedoch nicht, die Anwesenheit von Kristallnadeln im Innern der Zelle festzustellen.

Für die Erklärung der negativen Ergebnisse der vorhergehenden Versuche müssen wir zwei Möglichkeiten berücksichtigen: Entweder werden die Reagentien so fest an das Protoplasma gebunden, daß man sie nicht mehr nachweisen kann; oder die Quantität des im Zellinnern nachzuweisenden Stoffes ist zu gering.

Betreffs der ersten möglichen Ursache ist aber noch beizufügen, daß die Versuche auch dann ohne Erfolg bleiben, wenn man die Algen aus dem Kalisalpeter zuerst in Alkohol fixiert und erst nachher mit Nitron behandelt.

In Bezug auf die Quantität der Substanz ist zu erwähnen, daß zweifellos beim Zusatz des Reagens ein Teil des eingedrungenen Stoffes in die die Zelle umgebende Flüssigkeit austritt. Ich versuchte nun noch, den Salpeter in größerer Menge in dem Protoplasma anzuhäufen, indem ich die Konzentration der Salpeterlösung auf 1 Mol erhöhte und außerdem diese Lösung vor der Untersuchung der Algen eintrocknen ließ. Die Versuche wurden in verschiedener Weise ausgeführt:

1. Nitron direkt zu den mit Aluminium behandelten Algen gebracht.
2. Algen zuerst in KNO_3 $^1/_1$ Mol, dann dreimal ausgewaschen und nachher Nitron zugesetzt.
3. Algen in KNO_3 $^1/_1$ Mol, dann sofort Nitron zugesetzt.

In keinem Falle konnte ich in den Zellen die Nadeln des Nitronsalpeters wahrnehmen. Selbst dann war kein Erfolg zu verzeichnen, wenn noch konzentriertere Kalisalpeterlösungen angewendet wurden.

Auch Spirogyren, die in 20%iger Kalisalpeterlösung gekocht wurden, zeigten nach Zusatz von Nitron in dem Protoplast keinen Niederschlag.

Es folgt also unzweideutig, daß der Nachweis der eingedrungenen Substanzen deshalb nicht möglich ist, weil nur sehr wenig Stoff in die Zelle übergeht und dieser zudem bei Zusatz eines Reagens teilweise wieder hinauswandert, so daß die absolute Menge der noch im Innern der Zelle bleibenden Substanz zu klein ist, um eine sichtbare Reaktion hervorzurufen.

Eine spektralanalytische Untersuchung ist schon aus dem Grunde nicht zweckmäßig, weil sie uns im günstigsten Falle doch keine Antwort geben könnte auf die Frage, in welchem Teile der Zelle der Stoff eingelagert ist, ob Anhaften an der Zelle, Imbibition der Zellhaut oder wirkliches Eindringen vorliegt.

J. M. Janse (pag. 349) hat bei Versuchen über Ermittelung der Turgorkraft u. a. auch bei den Spirogyren beobachtet, daß der Salpeter in die Vakuolen eindringt, wenn die Zellen hinreichend lange in der Salpeterlösung liegen. Zum Nachweis des Salpeters verwendet er Diphenylamin. Nach der Berührung des Reagens mit dem Algenfaden trat in einer geringen Entfernung neben diesem ein blauer Streifen auf. Ich habe diese Blaufärbung in meinen Versuchen mit Diphenylamin auch angetroffen, möchte sie aber dennoch nicht als überzeugenden Beweis für das Eindringen des Salpeters aufgefaßt wissen und zwar hauptsächlich deshalb nicht, weil die Reaktion nicht im Protoplast entsteht.

V. Versuch einer Erklärung.

Im experimentellen Teil dieser Abhandlung sind zweierlei Wirkungen der Aluminiumsalze zu Tage getreten: Entstärkung und Permeabilität. Es soll nun untersucht werden, ob Erklärungen für diese Prozesse möglich sind.

I. Entstärkung im Licht.

Es ist zuerst zu entscheiden, ob ein Mangel an Kohlensäure die Bildung des Assimilationsproduktes verhindert. Diese Möglichkeit ist hier ausgeschlossen, da die Aluminiumsalzlösungen jeweilen in Intervallen von 1 oder 2 Tagen geschüttelt wurden, um für ausreichende Zufuhr von Kohlensäure zu sorgen. Außerdem müßte, wenn Kohlen-

säuremangel in Betracht käme, das Material im destillierten Wasser den gleichen Entstärkungsgrad aufweisen.

Ferner ist nicht anzunehmen, daß die Kohlensäure nicht mehr in die Zellen einzudringen vermag.

Auf die Faktoren, die infolge Lichtmangels die Assimilation verhindern könnten, müssen wir keine Rücksicht nehmen, da unsere Versuche am Licht ausgeführt wurden.

Im weiteren ist auf die Wirkung der Diastase hinzuweisen. Effronts bereits im Jahre 1892 angestellten Untersuchungen lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß die Wirkung der Diastase wesentlich beeinflußt wird durch Veränderungen des Mediums, in welchem sie wirkt. Nach Effront erhöhen eine Anzahl von Körpern die Wirksamkeit der Diastase, z. B. Aluminiumsalze, Phosphorsäureverbindungen und verschiedene Amidkörper.

Es ist von vornherein die Möglichkeit nicht zurückzuweisen, daß die Aluminiumsalze die Wirkung des Enzyms direkt beschleunigen und dadurch die Entstärkung hervorrufen könnten.

Hingegen neige ich doch mehr zu der Annahme, daß die durch die Aluminiumsalze hervorgerufene Permeabilität des Protoplasmas in dem Sinn die wesentlichste Ursache für die Entstärkung repräsentiert, daß der Zucker infolge der Permeabilität ausgewaschen wird. Die bereits gebildete Stärke wird wegen dieser schnellen Abfuhr des Zuckers rascher und vollständiger aufgelöst; neue Stärke kann nicht mehr gebildet werden, weil der Zucker vorher abgeleitet wird. Ein direkter Beweis für die geschilderte Wirkung der Aluminiumsalze konnte allerdings nicht erbracht werden, da es nicht gelang, den Zucker mit Fehlingscher Lösung nachzuweisen. Hingegen findet diese Annahme zum Teil eine Bestätigung durch folgende von Green erwähnten Beobachtungen.

Green schreibt: „Mit fortschreitender Verzuckerung verlangsamt sich der Prozeß immer mehr. Dies ist zweifellos auf eine hemmende Wirkung der Verzuckerungsprodukte zurückzuführen. Sheridam Lea hat diese Frage aufgeklärt, indem er die Verzuckerung durchführte, einerseits in Flaschen, andererseits in Dialysierröhren, die in einem fließenden Wasserstrom aufgehängt waren. Im ersten Falle stellten sich die auch von andern Forschern beobachteten Verzuckerungsschwierigkeiten ein, im letzteren wurde fast alle Stärke in Zucker verwandelt. Lea behauptet, daß unter diesen Bedingungen der Verzuckerungsprozeß ein intensiverer ist, es wird mehr Stärke in Zucker übergeführt und weniger Dextrin gebildet als wenn unter sonst gleichen Verhältnissen die Verzuckerungsprodukte nicht entfernt werden.“

Ähnlich drückt sich auch Puriewitsch (pag. 33) aus: „Eine äußere Bedingung für die vollkommene selbsttätige Entleerung der Reservestoffbehälter ist eine genügend große Wassermenge, in welche die bei der Auflösung der Reservestoffe entstandenen Produkte übertreten können.“

Die angeführten Tatsachen reichen noch nicht hin zur Aufstellung einer Hypothese über die Entstärkung. Die Untersuchungen müßten noch auf eine größere Menge pflanzlicher Objekte ausgedehnt werden. Hingegen scheint mir doch die Erklärung der Entstärkung auf Grund der Permeabilität große Berechtigung zu haben. Es spricht dafür auch der Umstand, daß die Entstärkung allgemein erst eintritt, wenn die Permeabilität bereits festgestellt werden kann.

Für die Entscheidung in dieser Frage ist noch der Umstand von Wichtigkeit, daß die Assimilation in den sich entstärkenden Objekten nicht unterbrochen wird. Die Assimilationsprobe wurde anfangs August mit Elodea und Spirogyra im direkten Sonnenlicht angestellt. Zwecks Förderung der Assimilation wurde nach Entstärkung der Objekte Kohlensäure in die Salzlösungen geleitet, nachdem Vorversuche gezeigt hatten, daß die Kohlensäure selbst in 0,1 %igen Lösungen der verwendeten Aluminiumsalze keinen Niederschlag erzeugt.

Die Resultate von Elodea canadensis sind hier zusammengestellt.

5. Aug. 1907. Mittl. Temp. 24° C.

Elodea	5	Tage	in	0,02 %	Al.	sulf.:	61	Blasen	per Min.
„	5	„	„	0,02 %	„	nitric.:	102	„	„ „
„	7	„	„	0,02 %	„	chloratum:	87	„	„ „
„	4	„	„	0,006 %	„	bichrom.	53	„	„ „

Die Sprosse wurden nach der Kohlensäurezuleitung unten abgeschnitten. Die oben angegebene Anzahl der aufsteigenden Bläschen stellt das durchschnittliche Ergebnis der an fünf verschiedenen Sprossen vorgenommenen Zählungen dar. Das Kontrollmaterial aus destilliertem Wasser erzeugte per Minute 150 Bläschen.

Die Entwicklung der Bläschen begann auch bei der mit irgend einem der angegebenen Aluminiumsalze behandelten Elodea sofort, nachdem das Objekt an das direkte Sonnenlicht gestellt worden war. Die Intensität der Assimilation wächst dann rasch bis zum Maximum an. Die Zahlen der Tabelle sind das Resultat einer nach 20 Minuten stattgefundenen Zählung. Drei Stunden später assimilierte nur noch das frische Material.

Auch bei der Spirogyra wird die Assimilation nicht vollständig sistiert. Allerdings tritt, wie die folgenden Versuche zeigen, während der Behandlung mit den Aluminiumsalzen eine bedeutende Hemmung dieses Vorganges ein.

Die Tabelle XXII sagt uns, daß in der 0,005%igen Lösung von Aluminiumsulfat innerhalb vier Tagen 61% der Algenfäden entstärkt wurden, 10% zeigten bloß Stärkeabnahme, 11% waren unverändert und 18% der Spirogyren sind während des Versuches zugrunde gegegangen. Nach Verfluß dieser Zeit leitete man Kohlensäure in die Lösung; hierauf wurden die Algen in das direkte Sonnenlicht gestellt. Die Bildung von Bläschen beginnt nach 35 Minuten und hört nach zwei Stunden auf. Es entwickeln sich aber bedeutend weniger Blasen als beim frischen Kontrollobjekt, so daß die Assimilation als sehr schwach bezeichnet werden muß. Die Kontrollalgen des destillierten Wassers assimilierten noch lebhaft.

5. Aug. 1907. Tab. XXII.

Salz	Zeit	Keine Stärke	Stärkeabnahme	Unverändert	Tot	Assimilation		
						Beginn nach	Ende nach	Intensität
Al. sulf. 0,005% . . .	4 Tage	61	10	11	18	35 Min.	2 Stdn.	sehr schwach
Al. bichr. 0,003% . .	3 „	41	13	22	24	40 „	$1^1/_2$ „	„ „
Al. nitr. 0,005% . .	5 „	63	8	18	11	35 „	$2^1/_2$ „	schwach
Al. chlorat. 0,003% .	5 „	65	4	17	14	35 „	$1^1/_4$ „	„
Destill. Wasser . . .	5 „	8	—	87	5	3 „	—	lebhaft

2. Permeabilität.

Daß die Impermeabilität keine konstante Funktion des Protoplasmas sein kann, geht aus früheren Beobachtungen verschiedener Forscher hervor.

Effront (pag. 77) berichtet, daß die im besten Zustand sich befindende Aspergilluszelle für die Invertase impermeabel ist. Das Protoplasma wird aber für den gleichen Stoff permeabel, sobald man dem Pilzmycel die Nahrung (Rohrzucker) entzieht oder wenn man die Mycelien dem Luftmangel aussetzt.

Ein anderes von de Vries (pag. 589) erwähntes Beispiel: Die Zellen von Tradescantia werden von 0,42 Mol Salpeter oder Kochsalz plasmolysiert.

Nachdem Ammoniak (0,0425%) einige Zeit auf die Zellen gewirkt hatte, trat keine Plasmolyse mehr ein. Die Impermeabilität wurde für Kochsalz und Salpeter aufgehoben; hingegen bestand sie noch fort für den im Zellsaft gelösten Farbstoff.

Beim Choleravibrio hat A. Fischer (II, p. 28) folgende Schwankungen beobachtet: „Zwei gleich alte und bei gleicher Temperatur

gezüchtete Parallelkulturen von Choleravibrionen, die auf vollkommen gleichem Agar gewachsen waren, nur mit dem Unterschied, daß der eine Agar einen Zusatz von 1,17 % Kochsalz erhalten hatte, besaßen eine auffallend verschiedene Impermeabilität und zwar war diese auf dem osmotisch stärkeren Agar ansehnlich gesteigert.“

Klebs (I, pag. 186) stellte bei Anlaß seiner Untersuchungen über Zellhautbildung und Wachstum an Zygnema fest, daß diese Vorgänge namentlich in solchen Zuckerkulturen eintraten, die dem Licht ausgesetzt waren. Es gelang ihm nun, den Einfluß des Lichtes durch Zusatz von 0,05—0,1 % Eisenweinstein zu der Zuckerlösung zu ersetzen. Klebs nimmt an, daß die Hauptwirkung des Eisenweinsteins darin bestehe, die Hautschicht des Protoplasten permeabel zu machen für den Durchtritt des Zuckers, weil in den Zuckereisenweinsteinkulturen der Zucker unzweifelhaft in die Zelle eingedrungen sein muß. Er knüpft an diese Beobachtung bereits die Frage, ob die Permabilität nicht zeitweilig durch gewisse Stoffe so verändert werden kann, daß vorher nicht diffusionsfähige Substanzen in das Protoplasma übertreten können.

Bei Anlaß von Experimenten zur Ermittlung der Konzentration der plasmolytischen Grenzlösung beobachtete Janse (pag. 335), daß die benützten Meeresalgen für Kalisalpeter und andere Stoffe permeabel waren. Nach ihm soll Kalisalpeter auch in die Zellen der Spirogyren eindringen, wenn diese Algen einige Tage in der Salpeterlösung liegen (Janse pag. 349). Wir haben allerdings bereits in einem vorhergehenden Abschnitt den Nachweis des Salpeters mit Diphenylamin als nicht ganz einwandfrei bezeichnet. Es kann ferner noch die Einwendung gemacht werden, daß die Vergrößerung der Turgorkraft, auf die er seine Annahme stützt, auf neuen, während des Versuches entstehenden osmotischen Kräften beruhen könnte.

Für meine Versuche kann dieser Einwand nicht ins Feld geführt werden, weil für die plasmolytischen Experimente an den in sehr schwachen Salzlösungen (0,003 %—0,01 % Aluminiumsalz) permeabel gewordenen Objekten hohe Konzentrationen (bis zu 1 Mol) angewendet wurden.

Hamburger (pag. 44) hat auch an Blutkörperchen Vergrößerung der Permeabilität festgestellt. Rote Blutkörperchen verlieren ihren Farbstoff in einer hyposmotischen Lösung von 0,66 % Kochsalz. Versetzt man 180 ccm Blut mit 10 ccm $^1/_{10}$ normal HCl, so genügt eine Lösung von 0,68 % NaCl, um den Farbstoff herauszutreiben. Die Blutkörperchen werden also durch Zusatz von Salzsäure permeabeler für das Hämoglobin.

Eine Erklärung für die infolge Einwirkung der Aluminiumsalze eintretenden Änderungen in der Permeabilität abzugeben, könnte auch unter ausführlichster Berücksichtigung der verschiedenen Ansichten über den physikalischen bzw. chemischen Aufbau des Protoplasmas und speziell der Plasmahaut nur ein Versuch sein, der über die Ziele dieser Arbeit hinausginge. Es mag jedoch gestattet sein, in Kürze auf die verschiedenen Möglichkeiten hinzuweisen.

Man hat früher mit M. Traube angenommen, daß die semipermeablen Niederschlagsmembranen und die Plasmahäute mit Molekülsieben verglichen werden dürfen und deshalb die verschiedene Permeabilität differenter Membranen auf die Unterschiede in der Porenweite zurückgeführt. Nachdem aber festgestellt war, daß eine Plasmahaut für Verbindungen mit großen Molekülen durchlässig, für solche mit kleinen Molekülen impermeabel sein kann, hat man diese Theorie von den Interstitien in einem Maschenwerk fallen gelassen.

Wollte man, diese Ansicht beibehaltend, annehmen, daß die Maschenweite veränderlich sei (Pfeffer II, pag. 328 und IV, pag. 281), so würde man nicht weiter als zu der petitio principii, daß die Aluminiumsalze diese Veränderlichkeit erhöhen, kommen.

Overton (III, pag. 88) geht in seiner Theorie über die Osmose von einem Versuch von Nernst (I, pag. 37) aus, der als Prototyp für die Osmose betrachtet wird und deshalb hier kurz erwähnt sei. Nernst trennt Benzol in Äther gelöst und Äther durch eine Wassermembran. Nach kurzer Zeit wandert der Äther in den Benzoläther: Die Membran ist für Äther durchlässig infolge seiner schwachen Löslichkeit in Wasser, für Benzol aber semipermeabel. Die Permeabilität ist also nicht durch die Porosität der Membran bedingt, sondern durch die Löslichkeit des permeierenden Stoffes in dem Material der Membran.

Overton hat nun noch festgestellt, daß im allgemeinen die Substanzen um so schneller durch die Membran wandern, je löslicher sie in den sogenannten Lipoiden, wie Cholesterin, Lezithin usw. sind. Da außerdem diese Stoffe sich allgemein in allen Zellen vorfinden, so denkt er sich die Plasmahaut aus diesen Lipoiden aufgebaut und stellt die Theorie auf, daß die Geschwindigkeit der Osmose abhänge von der Größe des Verteilungskoeffizienten der permeierenden Substanz zwischen den Lipoiden und dem Wasser, wobei der Verteilungskoeffizient nach Nernst (II, pag. 455) das konstante Verhältnis darstellt, in welchem sich ein Stoff bei bestimmter Temperatur unabhängig von seiner Menge auf zwei Lösungsmittel (Lipoiden und Wasser) verteilt. Overton nimmt also an, daß der permeierende Stoff zunächst in der Lipoid-

schicht der Plasmahaut mit einer dem Verteilungskoeffizienten proportionalen Geschwindigkeit gelöst und hierauf von der Plasmamembran an das Zellinnere abgegeben werde.

Es folgt aus dieser Darstellung, daß wir einen kaum zu erklärenden Einfluß der Aluminiumsalze auf die Lipoidsubstanzen annehmen müßten, um unsere Ergebnisse betreffs Permeabilität in Übereinstimmung mit Overton zu bringen.

Eher könnte die Nathansohnsche Theorie, wonach die Interstitien zwischen den lebenden Protoplasmateilchen von einer fettartigen Substanz angefüllt sind, eine Erklärung unserer Versuchsresultate zulassen, sofern man das Wirkungsfeld der Aluminiumsalze in den protoplasmatischen Teil des Nathansohnschen Mosaiks verlegen dürfte; denn es wird wohl bei der Herstellung der Permeabilität durch die Aluminiumsalze eher eine Metamorphose der Eiweißkörper als der Lipoidsubstanzen in Betracht kommen.

Es scheint mir jedoch ersprießlicher, an eine Hypothese von Alfred Fischer (I, pag. 287) über die Impermeabilität der Hautschicht für gewisse Stoffe anzuknüpfen.

A. Fischer weist auf das Absorptionsvermögen der Eiweißkörper hin und legt seiner Auffassung die Beobachtung zugrunde, daß „Granula aus Albumose und aus Nukleinsäure gewisse Stoffe, z. B. die Mineralsalze, sicher nur sehr wenig absorbieren, während Anilinfarben bis zu tiefster Färbung absorbiert werden". Er spricht nun seine Ansicht folgendermaßen aus: „Die stark gequollene zähflüssige Hautschicht würde allgemein weniger, vielleicht viel weniger absorbieren als die festgefügten Granula, aber es würde das Absorbtionsvermögen für die verschiedenen Substanzen doch wahrscheinlich gleichsinnig abnehmen. Salze würden mehr abgesperrt sein als Anilinfarben."

Nehmen wir nun im Anschluß an Fischers Hypothese an, daß gefällte Eiweißkörper größeres Absorptionsvermögen besitzen wie gelöste, und berücksichtigen wir außerdem, daß sämtliche lösliche Aluminiumsalze eiweißartige Stoffe zu fällen vermögen (Schmiedeberg pag. 463), so können wir die von uns festgestellten Wirkungen der Aluminiumsalze zurückführen auf eine Steigerung des Absorptionsvermögens der Eiweißstoffe des Protoplasmas. Diese Steigerung muß so weit fortschreiten, daß auch diejenigen Stoffe, die normalerweise schwach oder gar nicht absorbiert werden, nach der Aluminiumbehandlung verhältnismäßig rasch durch die Hautschicht einwandern.

Bei der Wiederherstellung der Impermeabilität müssen dieser Annahme entsprechend die gefällten Eiweißkörper wieder gelöst und dadurch die Absorption heruntergedrückt werden.

Diese Vorstellung von der Wirkung der Aluminiumsalze auf das Protoplasma erinnert uns an die eigentümliche Rolle, welche die Tonerde beim Beizen in der Färberei spielt. Bei diesem Prozeß wird auf dem Textilstoff möglichst dauerhaft ein Körper fixiert, der die Fähigkeit hat, sich mit einem nachher zu verwendenden Farbstoff zu verbinden und denselben gleichzeitig im unlöslichen Zustande auf der Faser niederzuschlagen. Diesem Zweck dienen bekanntlich verschiedene metallische Salze, vorzüglich die Tonerdebeizen (Hummel-Knecht pag. 113).

Trotzdem der Beizprozeß noch nicht vollständig seines Schleiers beraubt ist, so ist doch klar, daß den Aluminiumsalzen beim Eindringen der Farbstoffe in die Gespinstfasern eine Art Führerrolle zukommt. Da auch bei unseren früher geschilderten Versuchen die Aluminiumsalze für diverse Stoffe einen Weg in das Protoplasma gebahnt haben, so scheint in der Entstehung der Permeabilität eine Analogie zu dem Beizprozeß vorzuliegen. Es muß da allerdings beigefügt werden, daß ich mit den als Beizen oft gebrauchten Verbindungen Kalialaun und Brechweinstein keine Permeabilität erreichen konnte.

Nach der Theorie über Osmose von J. Traube (pag. 547) müßte durch die Aluminiumsalze die Oberflächenspannung der Protoplasmastoffe erhöht werden.

Das Aluminium zählt auch zu den katalytisch wirksamen Körpern, und zwar vermag das Aluminiumchlorid, wie Roland (pag. 1173) mitteilt, die Geschwindigkeit anorganischer wie organischer Reaktionen zu ändern. Bei einigen Vorgängen beruht diese katalytische Beeinflussung voraussichtlich auf Änderungen der Löslichkeit der an der Reaktion teilnehmenden Stoffe. Für andere Prozesse wird als Ursache der katalytischen Wirkung das Eintreten von Zwischenreaktionen, die Entstehung von Zwischenprodukten des Aluminiumchlorids mit den betreffenden Verbindungen, angenommen. Ob bei der Permeabilitätsänderung des Protoplasmas Katalyse auftritt, kann an dieser Stelle nicht entschieden werden. Es sei hiermit bloß auf die Möglichkeit einer katalytischen Wirkung hingewiesen.

Die Tatsache, daß es gleichgültig ist, ob man das Aluminium als Sulfat, Nitrat, Chlorid usw. anwendet, darf nicht überraschen, da die Base wegen der beträchtlichen Verdünnung der Salze als freies Kation vorkommt und somit ihre spezifische Wirkung ausüben kann.

Zusammenfassung.

1. Verschiedene Aluminiumsalze (Al sulfuricum, Al nitricum, Al chloratum und Al bichromicum), ferner Yttrium nitricum und Lanthan nitricum bewirken im Licht an Spirogyra, Elodea canadensis und Lemna trisulca Entstärkung bezw. Stärkeabnahme.

2. Während dieses Vorganges tritt eine Hemmung der Assimilation ein. Der Assimilationsprozeß wird aber während der Entstärkung nicht sistiert.

3. Unter dem Einfluß der erwähnten Verbindungen werden die Zellen der Spirogyra, Elodea canadensis, Lemna trisulca und der Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae und Trianea bogotensis permeabel für die bei der Plasmolyse gewöhnlich verwendeten Stoffe. Die plasmolytischen Agentien treten in das Protoplasma über und vermögen daher keine Kontraktion hervorzurufen. Das Protoplasma wird jedoch nicht gleichzeitig extrameabel für diejenigen Stoffe, welche die Turgeszenz verursachen.

4. Der direkte Nachweis der eingedrungenen Substanzen mittels einer chemischen Reaktion ist nicht möglich, weil nur sehr wenig Stoff in die Zelle übergeht und dieser zudem bei Zusatz des Reagens teilweise wieder hinauswandert, so daß die absolute Menge des nachzuweisenden Stoffes zu klein ist, um eine sichtbare Reaktion zu erzeugen.

5. Die Protoplasmaströmung hört in dem permeablen Protoplast nicht auf, die Strömungsgeschwindigkeit nimmt nur um einen kleinen Betrag ab.

6. Mischt man die Aluminiumsalze mit Traubenzucker, Glyzerin oder Isodulcit, so wird ihr Einfluß annuliert; diese antagonistische Wirkung fehlt bei Kalisalpeter und Chlornatrium.

7. Die Impermeabilität der Zelle kann mit Leichtigkeit wieder hergestellt werden.

8. Die Entstärkung beruht wesentlich auf der Permeabilität. Der Zucker wird ausgewaschen und kann daher nicht mehr zur Bildung von Stärke herangezogen werden. — Vielleicht wird gleichzeitig durch die Aluminiumsalze die Wirkung der Diastase gefördert. Es mag auch die Hemmung der Assimilation ihr Teil zu der Entstärkung beitragen.

9. Die Entstehung der Permeabilität kann auf verschiedene Vorgänge zurückgeführt werden, unter denen die folgenden zwei die größte Wahrscheinlichkeit für sich haben:

a) Die Aluminiumsalze fällen die Eiweißkörper in der Hautschicht; dadurch wird das Absorptionsvermögen der Grenzfläche derart gesteigert, daß nun die Stoffe zu permeieren vermögen.

b) Die bei der Entstehung der Permeabilität auftretende Wirkung der Aluminiumsalze kann auch als Analogon zum Beizprozeß aufgefaßt werden.

Literatur.

1) M. Busch u. Gust. Mehrtens, Über Endiminotriazole. Berichte der Deutsch. Chem. Gesellsch. 1905, Nr. 17.

2) Deutsches Bäderbuch. Bearbeitet unter Mitwirkung des Kaiserl. Gesundheitsamtes 1907.

3) Effront, J., Die Diastasen und ihre Rolle in der Praxis. 1900.

4) Ewart, A. J., On the phisics and physiology of protoplasmic streaming in plants. 1903.

5) Fischer, A., I. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. 1899.
II. Vorlesungen über Bakterien. 1903.

6) Green, J. R., Die Enzyme. Ins Deutsche übersetzt von Windisch.

7) Hamburger, Über den Einfluß geringer Quantitäten Säure und Alkali auf das Volumen der roten und weißen Blutkörperchen. Engelmanns Archiv für Physiologie. 1898.

8) Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 1906.

9) Hummel-Knecht, Färberei und Bleicherei der Gespinstfasern. 1891.

10) Janse, J., Die Permeabilität des Protoplasma. Verslagen en Mededeelingen der Koninklyke Akademie van Wetenschappen, Natuurkunde. Deerde Reeks. Vierde Deel.

11) Klebs, G., I. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzellen. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch. 1887, Bd. V.
II. Über Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuchungen a. d. Botan. Institut zu Tübingen, 2 Bde., 1886—1888.

12) Langworthy and Austen, The occurence of aluminium in vegetable products, animal products and natural waters. London 1904.

13) Nathanson, Über Regulation der Aufnahme anorganischer Salze etc. Pringsheim, Bd. XXXIX, 1904.

14) Nernst, I. Zeitschr. f. physik. Chemie 1890, Bd. VI.
II. Theoretische Chemie. 2. Auflage.

15) Overton, I. Studium über Narkose, zugleich ein Beitrag zur allgemeinen Pharmakologie. Jena 1901.
II. Über die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmakologie. Zeitschr. f. physik. Chemie 1897, Bd. XXII.

III. Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Vierteljahrsschr. v. Zürich 1899, Bd. XLIV.

16) Paal u. Mehrtens, Gravimetrische Bestimmung des Salpeters im Fleisch. Zeitschr. f. Untersuchung der Nahrungs- u. Genußmittel 1906, Bd. II.

17) Pfeffer, I. Physiologie I. 1897.
II. Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Tübinger Untersuchungen 1886, Bd. II.
III. Osmotische Untersuchungen. 1877.
IV. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abhandlungen d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften 1890, Bd. XVI.

18) Radlkofer, L., Über Tonerdekörper im Pflanzenreich. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1904, Bd. XXVII.

19) Roland, Über die katalytische Wirkung des Aluminiumchlorids. Chemiker-Zeitung 1906, Nr. 2.

20) Rothert, W., Das Verhalten der Pflanzen gegenüber dem Aluminium. Botan. Zeitung 1906.

21) Schmiedeberg, O., Grundriß der Pharmakologie. 1902.

22) Traube, J., Theorie der Osmose und Narkose. Pflügers Archiv für Physiol., 1904, Bd. CV.

23) de Vries, H., Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Pringsheim, Bd. XVI.

24) Wolf, Aschenanalysen. 1871.

Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung.

Von **O. Renner.**

(Mit 16 Abbildungen im Text).

Es ist eine weit verbreitete Erscheinung, daß ein und dasselbe Pflanzenorgan in verschiedenen Phasen seiner Entwicklung ungleich geartete Behaarung aufweist. Von der Entwicklung des eigentlichen Haarkörpers selbst bis zum Endstadium kann dabei ganz abgesehen werden. Denn die augenfälligen Erscheinungen, von denen die Rede sein soll, spielen sich oft erst ab, wenn die Haare vollständig oder fast ausgewachsen sind. Von diesen sekundären Veränderungen ist bis jetzt nur das Phänomen des Haarverlustes eingehender betrachtet worden; Keller[1]) hat eine ganze Zahl von Pflanzen kennen gelehrt, deren Blätter bei zunehmendem Alter die Haare abstoßen.

Außer dem Haarverlust spielen aber gewisse Stellungsänderungen der persistierenden Haare eine Rolle. Erstens ist hier zu nennen das Auseinanderrücken der Haare bei der Entfaltung und dem Flächenwachstum des Blattes, und zweitens die Aufrichtung von Haaren, die anfänglich dem tragenden Organ angedrückt sind. Mit diesen beiden Erscheinungen beschäftigt sich die vorliegende Untersuchung. Eine erschöpfende Behandlung auch nur der verbreitetsten einheimischen Formen zu geben liegt mir fern. Es kam mir lediglich darauf an, eine Anzahl verschiedener Modifikationen desselben Vorganges zu finden. Und bei der ziemlich systemlosen Art, wie ich z. B. nach Typen der Haaraufrichtung suchte, ist es nicht unwahrscheinlich, daß sich mit leichter Mühe noch weitere Variationen, allerdings wohl nur mit Abweichungen geringfügiger Art, werden finden lassen.

Verteilung der Haare auf den Blättern.

Vor der Blattentfaltung ist bei vielen Pflanzen, besonders Holzgewächsen, alles was man von den Blättern zu sehen bekommt dicht behaart, während die ausgewachsenen Blätter fast kahl erscheinen[2]). Das rührt einmal davon her, daß erst bei der Entfaltung die Blattoberseite bloßgelegt wird, die zuvor an der Bildung der freien Oberfläche infolge der Rollung, Faltung oder Deckung der Blätter keinen

1) Keller, Über Erscheinungen des normalen Haarverlustes an Vegetationsorganen der Gefäßpflanzen. Nova Acta Leop. Carol. Acad. Naturf. 1891, Bd. LV.

2) Hansgirg, Phyllobiologie 1903, pag. 178, weist auf die Häufigkeit dieser Erscheinung hin, ohne Beispiele anzuführen.

Anteil hatte, und die Oberseite ist meistens kahl. Aber häufig verändert auch die Blattunterseite ihr Aussehen in auffallender Weise. Und zwar sind gewöhnlich die Haare hier in späteren Stadien nicht etwa verschwunden, sondern nur durch die Entfaltung und das Flächenwachstum des Blattes so weit auseinander gerückt, daß sie wenig mehr ins Auge fallen. Die Art, wie das zuerst lückenlos zusammenschließende Haarkleid aufgelöst wird, hängt mit der Ausbildung der Nerven und mit der Knospenlage des Blattes zusammen.

Wo das Blatt oder Blättchen von der Mittelrippe abgesehen nur schwache, nicht vortretende Nerven hat und in der Knospenlage nur nach oben eingerollt oder um den Mittelnerv zusammengefaltet, im übrigen ganz flach ist, verteilt sich die Behaarung gleichmäßig über die ganze untere Blattseite und bleibt so auch bei der Entfaltung. Die Haare rücken nur auseinander, oft so weit, daß sie sich der flüchtigen Betrachtung entziehen. Beispiele: Hepatica triloba, Pulsatilla vulgaris, Pirus communis, Cytisus Laburnum, Amelanchier vulgaris (wo die Haare zuletzt abgestoßen werden).

Ist das junge Blatt außer um die Mittelrippe auch noch um die kräftigen, vortretenden primären Seitennerven scharf gefaltet („wellig querfaltig" nach der Bezeichnungsweise von Diez)[1], so erscheint bei gewissen Pflanzen in sehr jugendlichen Stadien ziemlich die ganze freie Oberfläche (der Unterseite) stark seidig behaart. Diese Oberfläche ist aber nur vom Mittelnerv, den Seitennerven und dem Blattrand gebildet. Besonders dichte Haarbüschel stehen in den Winkeln zwischen dem Medianus und den Seitenrippen, wo mehr Raum vorhanden ist als zwischen den aneinander gedrückten oberen Partien der Seitennerven. Die zuerst nach oben eingefalteten, zarten Blatteile, die erst später zum Vorschein kommen, sind ganz oder fast kahl, und das entfaltete Blatt trägt deshalb fast nur auf den stärksten Nerven und am Rand schmale Haarzeilen. Beispiele: Fagus silvatica[2], Carpinus betulus, Ostrya carpinifolia.

Wohl am häufigsten ist ein Mitteltypus: Die Nerven, mitunter auch die schwächeren, springen unten deutlich vor und sind am ausgebildeten Blatt stärker behaart als die zwischen ihnen liegenden Teile der Spreite. Die Nervenpolster werden nämlich ziemlich früh gebildet, und wenn auch die Behaarung zunächst die ganze Unterseite des Blattes gleichmäßig bedeckt — nicht selten bevorzugt sie von vornherein die

1) Diez, Über die Knospenlage der Laubblätter. Flora 1887, pag. 483 ff.
2) Vgl. Kerner, Pflanzenleben, Bd. I, pag. 328.

Nerven, besonders wenn die Areolen der Lamina eingefaltet sind —, so rücken die Haare bei der Blattentfaltung doch in den Areolen weiter auseinander als auf den Nerven, die weniger in die Fläche wachsen. Beispiele: Ranunculus lanuginosus, Stachys silvaticus, Viburnum lantana, Aristolochia tricaudata; von exotischen Holzgewächsen sind mir zufällig einige Moraceen bekannt: Artocarpus Lakoocha und verwandte Arten, Castilloa elastica, Ficus fulva und verwandte Arten.

Das alles gilt natürlich nur von Haardecken, die sich sehr früh entwickeln und ihr Wachstum zur Hauptsache abgeschlossen haben, wenn das Blatt sich entfaltet. Wo die Bildung der Trichome länger fortdauert, können entsprechend der Flächenzunahme des Blattes neue Haare zwischen die alten eingeschoben werden, so daß eine Auflösung der Haardecke nicht erfolgt.

Bleibt man bei den Fällen der ersten Art, so zeigen die mitgeteilten Erscheinungen das Gemeinsame, daß die Behaarung hauptsächlich an den Stellen auftritt, die mit der Atmosphäre zuerst in Berührung kommen. Die Verteilung der Haare erscheint also bei der Funktion, die wir ihnen zuzuschreiben gewohnt sind (vgl. unten pag. 148), oft zweckmäßig. Gar nicht selten finden sich aber Haare auch an Stellen, wo sie schwerlich irgend eine bedeutsame Funktion auszuüben vermögen. So tragen die Blätter von Ostrya carpinifolia und von Alnus incana auf der Oberseite, und zwar auf der Kante der in der Knospe um die Seitennerven gefalteten Spreitenteile, spärliche Behaarung. Diese von der Trichombildung bevorzugten Stellen liegen so, daß bei dem in der Knospe beschränkten Raum Trichome hier am ehesten Platz zur Entwicklung finden, und dasselbe gilt von den oben geschilderten Fällen, in denen die Verteilung der Deckhaare sich als zweckmäßig darstellt. Daß die Raumverhältnisse in der Knospe tatsächlich eine Rolle spielen, ist nicht unwahrscheinlich, doch soll damit nicht gesagt sein, daß mit dieser Beziehung die kausalen Bedingungen für die Lokalisation der Trichombildung erschöpft sein müssen.

Primäre Richtung der Haare.

Wie die Verteilung der Haare, so ist auch ihre Stellung zur Oberfläche des tragenden Organs von Form zu Form verschieden. Wo Stengel und Blätter sich frei entwickeln, ohne von älteren Organen dicht umhüllt zu sein, stehen die Haare sehr oft von Anfang an im rechten Winkel ab. Doch kommt es auch vor, daß sie sich der Oberfläche mehr oder weniger anschmiegen, und an solchen Pflanzen, wo die Blätter einander gegenseitig oder auch den Stengel in frühen

Stadien eng bedecken, finden Haare, die sich frühzeitig zu einiger Länge entwickeln, überhaupt nur dann Platz, wenn sie sich der Epidermis dicht anlegen. Dabei können sie nun ihre Spitze entweder der Basis oder der Spitze des tragenden Organs zukehren. An den Blättern sind sie fast immer aufwärts angedrückt, akroskop, wie es weiterhin der Kürze wegen heißen soll, am Stengel häufiger abwärts, basiskop, wenigstens im vollkommen ausgebildeten Zustand.

An einem und demselben Teil des Vegetationskörpers ist die Richtung der Behaarung im allgemeinen sehr konstant. So war es mir z. B. nicht möglich, unter den angedrückten Haaren am Blattstiel von Ctenanthe setosa und an den Blättern von Goldfussia glomerata und Knautia arvensis abweichend orientierte Haarindividuen aufzufinden. Dagegen ist ein Wechsel in der Richtung der Haare häufig zu beobachten bei Panicum plicatum. Hier trägt die breite Lamina und die Scheide der Blätter kräftige, einzellige, schon dem bloßen Auge auffallende Borstenhaare, weiter viel kleinere, dünn fadenförmige, zartwandige, zweizellige Haare, und endlich sehr kurz kegelförmige, starkwandige, einzellige Haarspitzen [1]). Diese sämtlichen Haartypen liegen dem Blatt im Knospenzustand dicht an, aber nicht immer in derselben Richtung. Auf der Oberseite der Spreite sind sie zum größten Teil aufwärts angedrückt, aber die Borstenhaare sind, besonders in der Nähe des Randes, gar nicht selten umgekehrt orientiert, und dasselbe findet sich, wenn auch seltener, bei den Kegelhaaren. Auf der Unterseite der Lamina liegen die zweizelligen Haare ebenso wie oberseits aufwärts an, die Borstenhaare sind normal basiskop, aber ausnahmsweise auch akroskop; Kegelhaare fehlen. Am Blattrand zeigen die hier stärker entwickelten Kegelhaare nach der Spitze des Blattes, die Borstenhaare stehen unregelmäßig. Auf der Außenseite der Blattscheide (die Innenseite ist ganz kahl) kommen wieder alle drei Haarformen vor; die weitaus größere Zahl der Borstenhaare ist abwärts niedergedrückt, die zweizelligen Haare fast immer aufwärts, und ebenso meistens die Kegelhaare. Aber bei keiner Haarform ist die Orientierung absolut konstant. Die abweichend gerichteten Borstenhaare sind mit bloßem Auge zu unterscheiden, am seltensten findet sich inverse Lage bei den zweizelligen Haaren.

---

1) Mit Grob (Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter, Bibliotheca botanica, Heft 36, 1896) wären die drei Haarformen als Borstenhaare (und zwar Unterform Polsterhaare), Winkelhaare und Stachelhaare zu bezeichnen. Der genannte Autor hat bei den beiden letzten Haarformen die Inkonstanz der Richtung an anderen Objekten schon beobachtet.

In Panicum plicatum haben wir schon ein Beispiel kennen gelernt, wo derselbe Teil des Sprosses verschiedene ungleich orientierte Haartypen trägt. Dasselbe ist zu beobachten bei Knautia arvensis, deren Blätter auf der Unterseite akroskope Köpfchenhaare und basiskope Borstenhaare aufweisen, und bei Physostigma venenosum, wo der Stengel sich ebenso verhält.

Die Eigentümlichkeit, daß verschiedene Teile des Vegetationskörpers auch bei gleichförmigem Typus der Behaarung in der Orientierung der Haare sich unterscheiden, ist sehr verbreitet. Von Panicum plicatum ist schon angeführt, daß hier die Borstenhaare an der Blattscheide und auf der Unterseite der Lamina basiskop ausgebildet sind, auf der Spreitenoberseite akroskop. Derselbe Unterschied besteht bei Knautia arvensis zwischen Stengel und Blattunterseite einerseits und Blattoberseite andererseits, bei den Poaeoideen unter den Gramineen zwischen Blattscheide und Spreite, bei Cerastium arvense, Clinopodium vulgare, Galeopsis tetrahit zwischen Stengel und Blatt. Auf die etwaige ökologische Bedeutung dieser Erscheinung ist unten (pag. 149) hingewiesen.

Auch bei manchen Papilionaceen trägt der Stengel basiskope, das Blatt, jedenfalls auf den Blättchen, akroskope Behaarung. Im einzelnen ergeben sich aber hier für die Teile des Blattes Unterschiede in der Behaarung. Bei Physostigma venenosum und Phaseolus multiflorus verhält sich nämlich der Blattstiel samt den Blättchenstielen wie die Spreite der Blättchen; bei Soja hispida stimmt die Behaarung des Blattstiels noch mit der des Stengels überein, während die Blättchenstiele die Behaarung der Lamina zeigen; bei Lablab vulgaris endlich erstreckt sich der Behaarungsmodus des Stengels bis auf die Blättchenstiele. Trifolium pratense unterscheidet sich von den genannten Formen dadurch, daß der Stengel wie die Blätter akroskope Behaarung trägt.

In anderen Verwandtschaftskreisen zeigen größere Formengruppen in der Hauptsache übereinstimmend orientierte Behaarung. So sind die Haare an den Blattscheiden der Poaeoideen basiskop[1]), an denen der meisten Panicoideen akroskop; eine Ausnahme bildet unter den letzteren Panicum plicatum. Bei den untersuchten Ranunculaceen wurden nur akroskope Haare gefunden, ebenso bei den meisten Rosaceen, unter denen mir nur bei Geum basiskope Behaarung bekannt wurde.

Das bisher Gesagte hat nur Geltung für die primäre Orientierung der Haare, für ihre Lage im Knospenzustand. Durch nachträgliche

1) Grob (l. c.) scheint die weite Verbreitung „verkehrt gerichteter" Haare, wie er sich ausdrückt, übersehen zu haben.

Verschiebung kann die akroskope Orientierung in basiskope umgeändert werden, basiskope Haare können sich bis zur Vertikalstellung aufrichten. Wenn dann die Lageänderung nicht sämtliche Haare betrifft, können ähnliche Verhältnisse zustande kommen, wie sie bei Panicum plicatum primär gegeben sind.

Bei den Drüsenhaaren ist wohl die Orientierung in vielen Fällen für die Funktion gleichgültig. Wenn wir also die Haardrüsen, soweit sie nicht von vornherein abstehen, regelmäßig akroskop finden, ist der Schluß vielleicht erlaubt, daß die akroskope Orientierung der Trichome das ursprüngliche Verhalten darstellt, während die basiskope abgeleitet, durch „Anpassung an gewisse Funktionen" entstanden sein könnte. Für diese Vermutung läßt sich auch die Beobachtung ins Feld führen, daß in der Ontogenese häufig die akroskope Orientierung in die basiskope übergeführt wird, aber nicht umgekehrt.

Über die Faktoren, die die primäre Richtung der Haare bedingen, hoffe ich später berichten zu können.

Änderungen in der Richtung der Haare.

Die am jugendlichen Organ niedergedrückten Haare erfahren sehr häufig nachträglich eine Aufrichtung — oft zugleich mit der Auseinanderrückung, von der oben die Rede war —, und zwar sind die Kräfte, die hierbei zur Wirkung kommen, sehr verschiedener Art und auch verschieden lokalisiert. Beschrieben sind bis jetzt nur die hygroskopischen Mechanismen, die reversible Bewegungen ermöglichen, und diese Gruppe soll deshalb nur der Vollständigkeit wegen kurz erwähnt werden. Eine ausführlichere Darstellung erfordern die Fälle, in denen lebende Elemente durch Wachstum die Aufrichtung besorgen, die nicht mehr rückgängig zu machen ist.

Tabelle der Typen der Haaraufrichtung.

I. Hygroskopische Mechanismen.
  A. Die Haare selbst sind hygroskopisch krümmungsfähig.
  B. Die wenig krümmungsfähigen Haare sind auf einer hygroskopischen Fruchtklappe inseriert.

II. Bei der Aufrichtung sind lebende Elemente wirksam.
  A. Das lebende Haar richtet sich selbsttätig auf:
    a) Durch raschen Ausgleich einer Spannung.
    b) Durch ungleichseitiges Wachstum, hauptsächlich der Basis.
  B. Das starre, oft tote Haar wird durch lebende Nachbarzellen aufgerichtet:

a) Unter Ausgleich einer Knickung; an der Aufrichtung ist nur die Epidermis beteiligt.

b) Ohne solchen Ausgleich, durch Umlegung der Basis.

α) Durch Epidermiszellen ohne Beteiligung des Rindengewebes.

β) Durch Epidermiszellen mit Beteiligung des Rindengewebes.

γ) Durch das Rindengewebe, bei passivem Verhalten der Epidermis.

Einzelbeschreibung.

I. A. Grannen von Stipa pennata, Fig. 1. Die einzelligen, langen Haare, die im lebenden Zustand nach oben dicht anliegen, biegen sich, wenn sie abgestorben sind, beim Austrocknen knapp über der Basis im rechten Winkel ab; bei Befeuchtung wird die Bewegung rückgängig gemacht. Das enge Lumen der Haarzelle liegt an der Basis sehr exzentrisch, weil die Membran auf der Außenseite viel dicker ist als auf der Innenseite. Beim Austrocknen schrumpft nun die verdickte Membran in der Längsrichtung viel stärker als die dünne, bei Befeuchtung ist die Quellung entsprechend verschieden, und dadurch erklären sich die Bewegungen. Steinbrinck[1]) hat an anderen Objekten nachgewiesen, daß die verschiedene Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit mit Differenzen im optischen Verhalten parallel geht, die auf Unterschiede in der micellaren Struktur der Membranen schließen lassen.

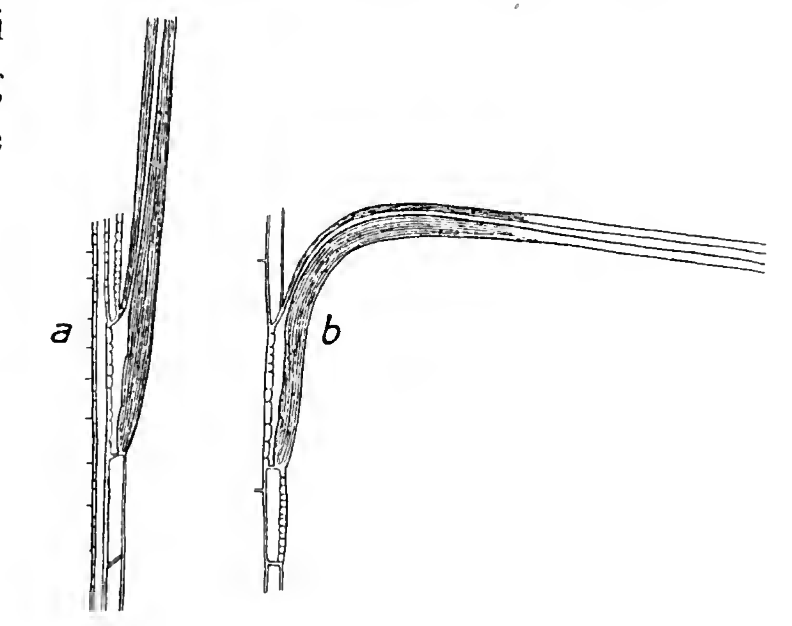


Fig. 1. Stipa pennata, Grannenhaar. *a* im feuchten, *b* im trocknen Zustande. Vergr. 250.

Solche hygroskopischen Haare finden sich nur an reifen Früchten bzw. biologisch zugehörigen, mit den Früchten sich ablösenden Infloreszenzteilen: Griffel von Pulsatilla[2]), Clematis, Atragene, Dryas[2]); Grannen von Stipa pennata, Spelzen von Stipa papposa Nees und Melica ciliata,

1) Steinbrinck, Über den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren. Festschrift für Schwendener, 1899, pag. 179. Vgl. auch Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1904, pag. 489.

2) Abbildungen sind bei Haberlandt l. c. pag. 489 zu finden.

Ährchenspindel von Andropogon ischaemon, Ährchenstiele von Stipa elegantissima Lab.; Seitenstrahlen des Pappus vieler Kompositen.

Ganz ähnlich verhalten sich die Haare an den reifen Samen von Salix, Populus, Epilobium, Vincetoxicum usw. Die Haare sind schon ausgetrocknet, solange die Samen noch dicht zusammengepreßt im Perikarp liegen, und spreizen infolge der beim Austrocknen entstandenen Spannung auseinander, sobald sie aus dem Perikarp befreit werden. Bei den Salicaceen wird die Samenmasse dadurch nur aufgelockert, so daß die Samen zu dünnen Flocken vereinigt bleiben, während sie bei den Asclepiadeen und bei Epilobium sich ganz vereinzeln.

Ebenfalls hygroskopische Mechanismen sind die Hauptstrahlen des Pappus der Kompositen[1], in denen nur der Vielzelligkeit entsprechend die Verhältnisse modifiziert sind.

I. B. Teilfrüchte von Pelargonium quinquelobatum. Die einzelligen Haare auf der Innenseite der lang geschwänzten Fruchtklappe sind zwar hygroskopisch, doch drehen sie sich beim Austrocknen hauptsächlich um die Längsachse und krümmen sich an der Basis nur wenig. Dagegen krümmt sich die „Granne" beim Austrocknen schraubenförmig, und die fast gerade bleibenden Haare spreizen an jeder Stelle ungefähr in der Richtung der Tangente ab und „formieren in ihrer Gesamtheit eine zierliche Schraubenfläche, die als Fallschirm dient" (Steinbrinck l. c. pag. 181).

II. A. a. Die Blattscheiden zahlreicher Gramineen aus der Unterfamilie der Poaeoideen sind auf der Außenseite mit kurzen einzelligen Haaren besetzt, die scharf nach unten angedrückt liegen, solange sie zwischen die tragende Blattscheide und die umhüllende nächstältere eingezwängt sind. Sobald dieses Hindernis entfernt wird, also im normalen Entwicklungsgang bei der Streckung der jungen Internodien und Scheiden, richten sie sich elastisch um etwa 40° auf, ohne daß es eines Austrocknens bedarf, also wohl durch Ausgleich einer Spannung, die in der Wand der lebenden Haarzelle gebildet und erhalten wird. Auf der Blattspreite liegen die Haare zuerst aufwärts angedrückt, sonst verhalten sie sich wie die Haare der Scheide. Beispiele: Bromus inermis, Brachypodium silvaticum, Lagurus ovatus, Elymus europaeus.

II. A. b. 1. Delphinium hybridum Hort., Fig. 2. Die Haare am Rand des scheidig verbreiterten Blattgrundes sind dünnwandig, einzellig, plasmareich, zunächst bogig niedergedrückt. Später strecken sie sich durch ungleiches Wachstum gerade und stehen im rechten Winkel ab.

1) Vgl. Steinbrinck l. c., pag. 180.

2. Ceropegia Sandersonii (Asclepiadacee), Fig. 3. Die Haare sind am schlingenden Stengel in zwei ziemlich breite Längszeilen geordnet, lang, kräftig, als 6—8gliedrige Zellreihen entwickelt. Sie liegen zuerst abwärts angedrückt, dann richten sie sich auf, doch nicht bis zur Vertikalstellung. Das Haar wächst zuerst an der Spitze aus, was durch die Verdickung der Wand und durch die Bildung zahlreicher vorspringender Knötchen auf der Kutikula deutlich wird. Die Wand der gekrümmten Basalzelle bleibt am längsten dünn und glatt, und so bewahrt diese Zelle die Fähigkeit in die Länge zu wachsen, sich dabei gerade zu strecken und das ganze Haar aufzustemmen. Nach der Streckung bedeckt sich auch die Wand der Basalzelle mit Knötchen.

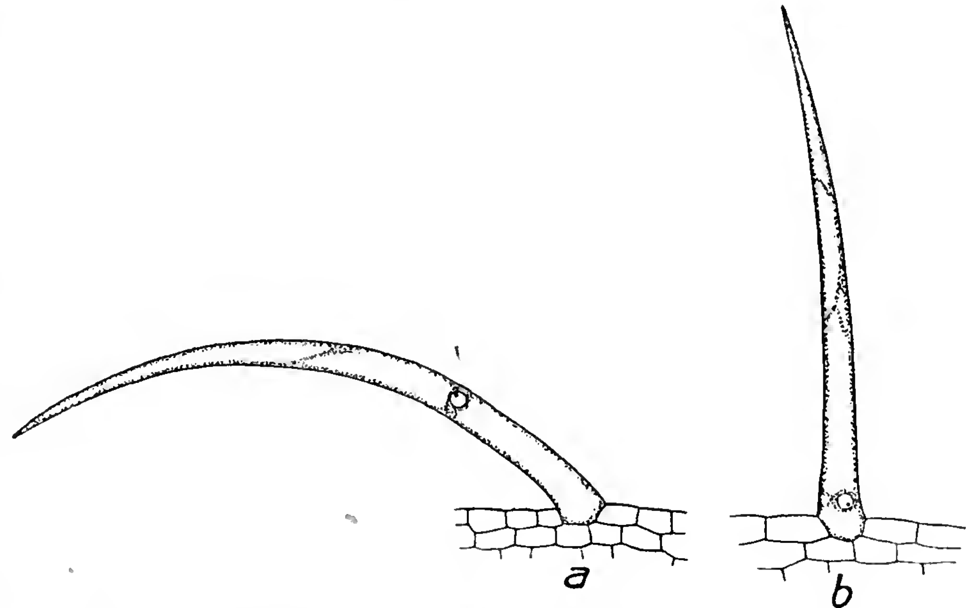


Fig. 2. Delphinium hybridum. Haare vom Blattgrund, *a* jünger, *b* älter. Vergr. 50.

3. Goldfussia glomerata (Acanthacee), Fig. 4. Die Blätter sind beiderseits mit aus Zellreihen gebildeten, gegen die Spitze zu angedrückten Haaren besetzt, deren niedrige Basalzelle bald durch eine oder einige Längswände geteilt wird. Oberhalb des kurzen Fußstücks sind die Haare von Anfang an ziemlich gerade, und die Neigung gegen die Blattfläche kommt dadurch zustande, daß die Fläche, mit der das Haar an das Basalstück ansetzt, schief steht (*s* in Fig. 4*a*). Später wird der Winkel, den das Haar mit dem Blatt bildet, dadurch vergrößert, daß die Ansatzfläche *s* durch ungleichseitiges

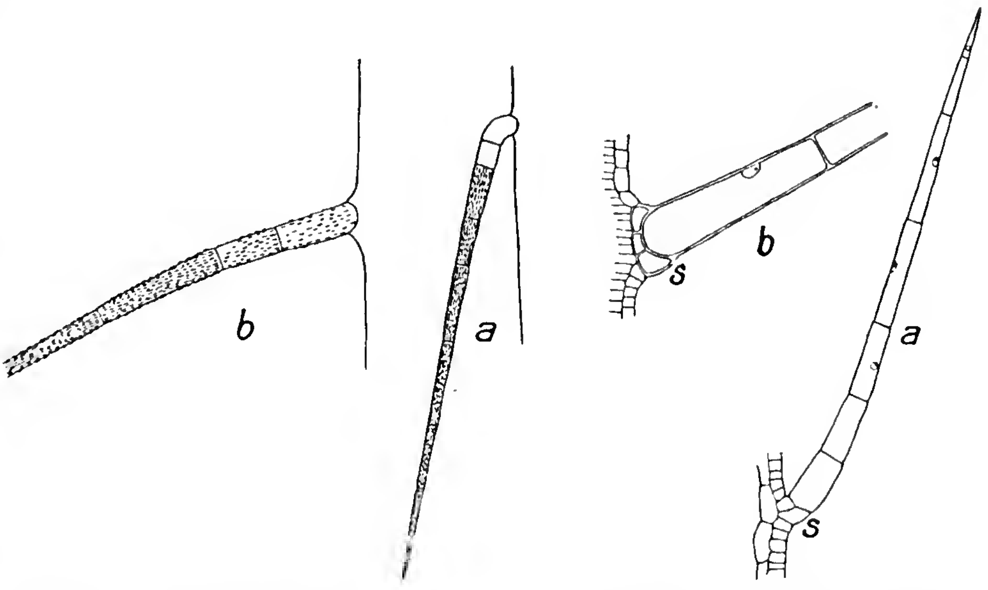


Fig. 3. Ceropegia Sandersoni, Haare vom Stengel. *a* junger, *b* älter. Vergr. 40.

Fig. 4. Goldfussia glomerata, Haare vom Blatt. *a* jünger, *b* älter. Vergr. 40.

Wachstum des Basalstücks in eine mit der Blattfläche fast parallele Lage verschoben wird.

4. Trifolium olympicum, Fig. 5. Haare an den Blättern dreizellig, mit weiter blasenförmiger Basis, langem dickwandigem Endglied und niedrigem scheibenförmigem Mittelstück. Die beiden unteren Zellen sind noch lebend, wenn die Endzelle schon fast lumenlos und abgestorben ist. An den jungen zusammengefalteten Blättchen und an dem noch zwischen den Nebenblättern versteckten Blattstiel sind die Haare aufwärts angedrückt, die nach unten anschließenden Epidermiszellen (bei *α*) sind über das übrige Niveau etwas emporgehoben. Bei der Entfaltung der Blätter wächst die Basalzelle zu einer weiten Blase heran, und weil das Wachstum hauptsächlich die gegen die Blattspitze gekehrte Partie betrifft, verändert sich die Lage des schmalen Mittelstücks so, daß das Haar sich aufrichtet. Die Epidermiszellen folgen dem Wachstum der Haarbasis — im Blattstiel werden sogar Rindenzellen mit ins Spiel gezogen —, und zuletzt liegen die Epidermiszellen, die von oben her an das Haar grenzen, bei *β*, über der Fläche des Blättchens bzw. des Stiels. Auf den Blättchen erreichen die Haare die Vertikalstellung nicht (*b*), am Blattstiel werden sie über diese hinübergeführt, so daß sie zuletzt etwas nach unten geneigt sind (*d*).

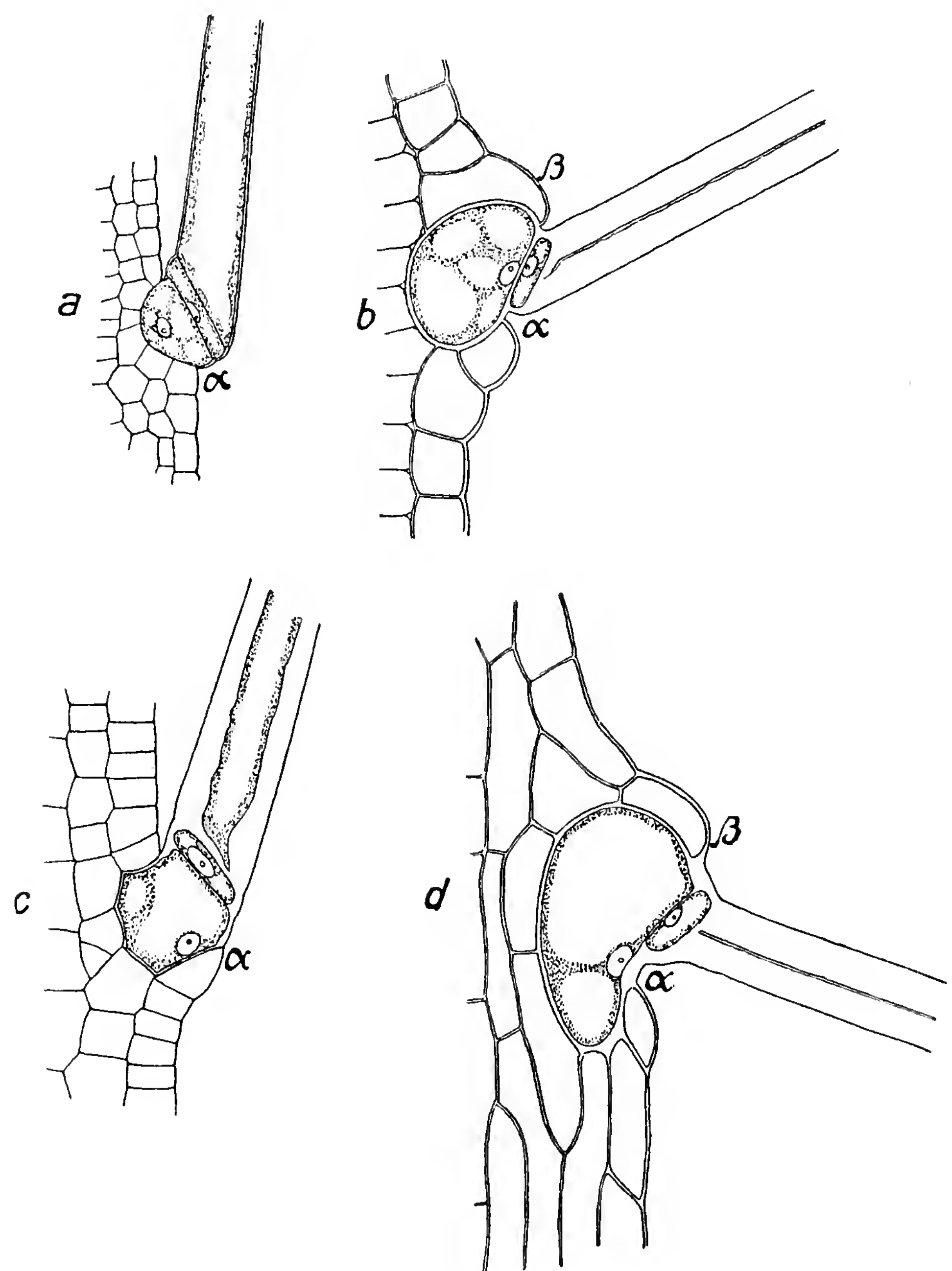


Fig. 5. Trifolium olympicum. *a* u. *b* Haare vom Blättchen, *c* u. *d* vom Blattstiel. *a* u. *c* jung, *b* u. *d* ausgewachsen. Vergr. 160.

Dieselben Vorgänge sind auch bei anderen Trifolium-Arten zu beobachten, z. B. bei Tr. pratense und rubens an den Kelchzähnen. Am Stengel und an den Blättern von Tr. pratense besitzen die Haare zeitlebens eine kleine Basalzelle und bleiben deshalb aufwärts angedrückt.

5. Physostigma venenosum (Papilionacee), Fig. 6. Die Haare sind zunächst, wenn sie ihre volle Länge erreicht haben, zweizellig, mit kurzer dünnwandiger gekrümmter Basalzelle und langem geradem Endglied, am Stengel abwärts, vom Blattstiel bis zu den Blättchen aufwärts angedrückt[1]). Die Basalzelle beginnt zu einer Zeit, wo das Endstück schon dickwandig und ziemlich arm an Plasma ist, mächtig zu wachsen, und zwar besonders in dem zwischen die Epidermiszellen eingesenkten Teil. Die Wachstumsverteilung ist dabei derart, daß die konvexe Außenwand sozusagen eingedrückt wird,

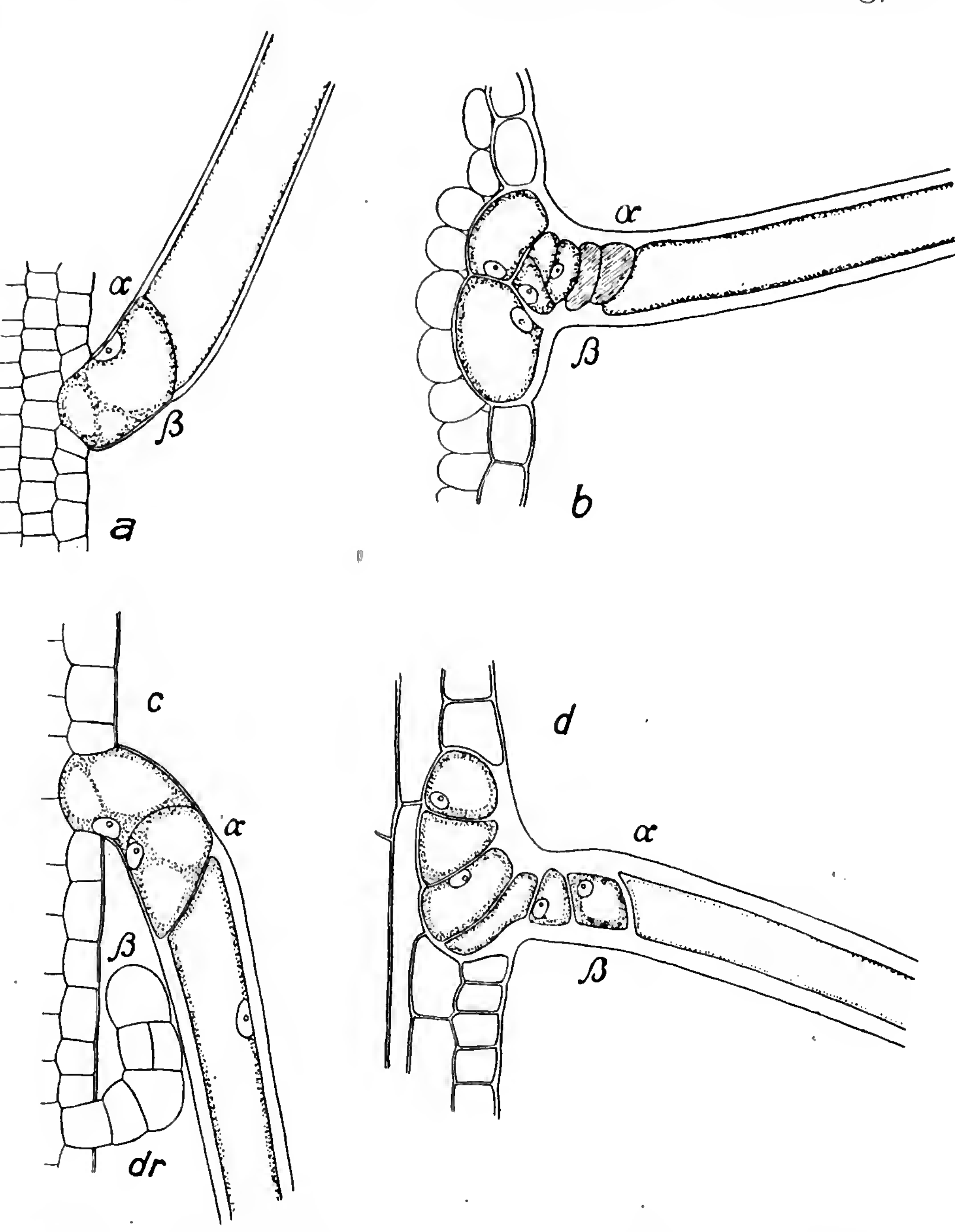


Fig. 6. Physostigma venenosum. *a* junges, *b* ausgewachsenes Haar von der Oberseite eines Blättchens; *c* junges, *d* ausgewachsenes Haar vom Stengel. Die schraffierten Haarzellen in *b* führen braunen Inhalt, scheinen tot. *dr* in *c* Drüschen. Vergr. 320.

mit ihrem untersten Teil in die Fläche der Epidermis zu liegen kommt (angedeutet ist dieser Vorgang auch bei Trifolium olympicum, vgl. Fig. 5*a* und *b* bei *α*). Die Wand *α β* ändert infolgedessen ihre Lage zur Blattober-

1) Die kleinen keulenförmigen Drüschen sind am Stengel wie am Blatt aufwärts gekrümmt (siehe *dr* in Fig. 6*c*). Eine ähnliche Differenz zwischen Borstenhaaren und Drüschen liegt auch bei Knautia arvensis vor (vgl. unten).

fläche beträchtlich, und das Endglied richtet sich fast senkrecht auf, indem die Spitze einen Bogen von oben nach unten beschreibt. Die Haare am Stengel werden in ganz entsprechender Weise durch eine Bewegung von unten nach oben aufgerichtet. Auf dem Blatt wie am Stengel treten in der Basalzelle während dieser Wachstumsvorgänge zahlreiche Wände auf, die für die Änderung der Gestalt keine unmittelbare Bedeutung haben, und zwar im schmalen oberen Teil ungefähr parallel zur primären Scheidewand α β, im breiten Basalabschnitt mehr oder weniger senkrecht dazu. In den Haaren des Blattes überwiegen die ersteren, in denen des Stengels die letzteren.

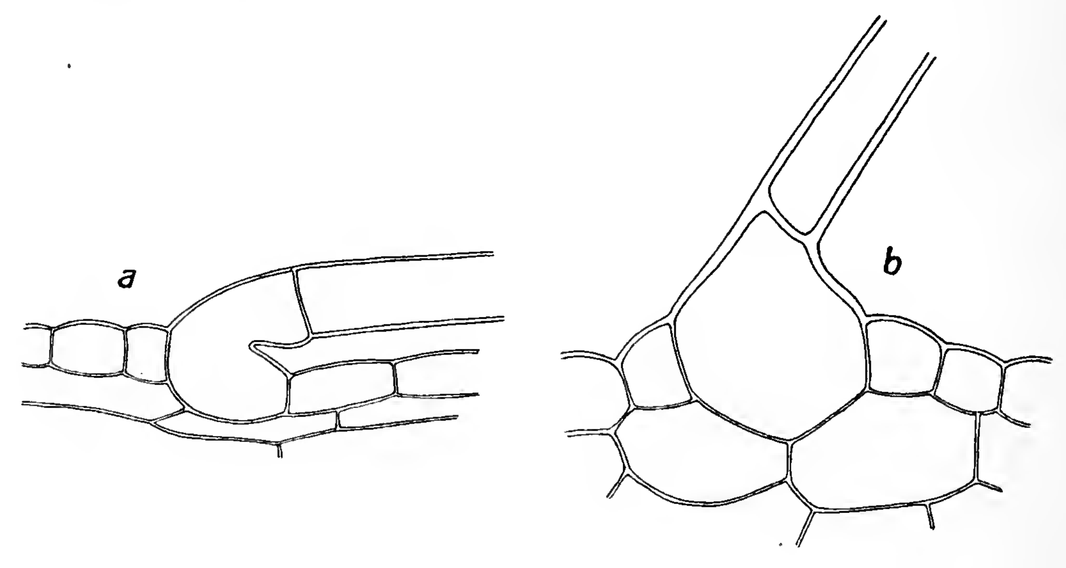


Fig. 7. Forrestia bicolor. Haare der Blattscheide, *a* jung, *b* ausgewachsen. Vergr. 170.

6. Forrestia bicolor (Commelinacee), Fig. 7. Gewisse Teile der geschlossenen Blattscheiden tragen mehrere Längszeilen von langen mehrzelligen Haaren. So lange der mit Haaren besetzte Scheidenteil von der nächstunteren Scheide umhüllt ist, liegen die Haare der Epidermis aufwärts dicht an, mit scharfer tiefer Knickungsfalte in der Basalzelle. Später streckt sich die gefaltete Membran gerade und das Haar richtet sich weit auf.

7. Helianthus annuus. Die kräftigen vielzelligen Borstenhaare am Stengel und an den Blattstielen sind zuerst mit gekrümmtem Basalteil aufwärts niedergedrückt. Die Basis selbst, die sich durch mehrere Längswände unregelmäßig teilt, ist an der Aufrichtung nicht beteiligt, im Gegensatz zu den Typen 1—6. Vielmehr sind es mehrere kurze Zellen über der Basis, die auf der konkaven Seite stärker wachsen als auf der konvexen, so daß die Krümmung vermindert wird und das Haar sich aufrichtet.

Ganz ähnliche Haare trägt Agrostemma Githago, die Kornrade. Die Haare sind zunächst an allen Teilen aufwärts niedergebogen. Am Stengel bleiben sie so, auf den Rippen des Blütenkelchs, auf der Innen-

fläche der blattartigen Kelchzipfel und am Blattrand — sie sind an diesen Teilen besonders lang und kräftig — richten sie sich mit Hilfe der länger wachstumsfähig bleibenden Zellen über der Basis ziemlich weit auf.

B. a. Ctenanthe setosa (Marantacee), Fig. 8 [1]). Die langen Scheiden der großen Blätter sind mit langen einzelligen Borsten bedeckt, der Blattstiel ist schwächer behaart, die Spreite kahl. Die Haare liegen innerhalb der umhüllenden nächstälteren Scheide scharf nach oben angedrückt, wobei sich auf der dem tragenden Blatt zugewandten Seite

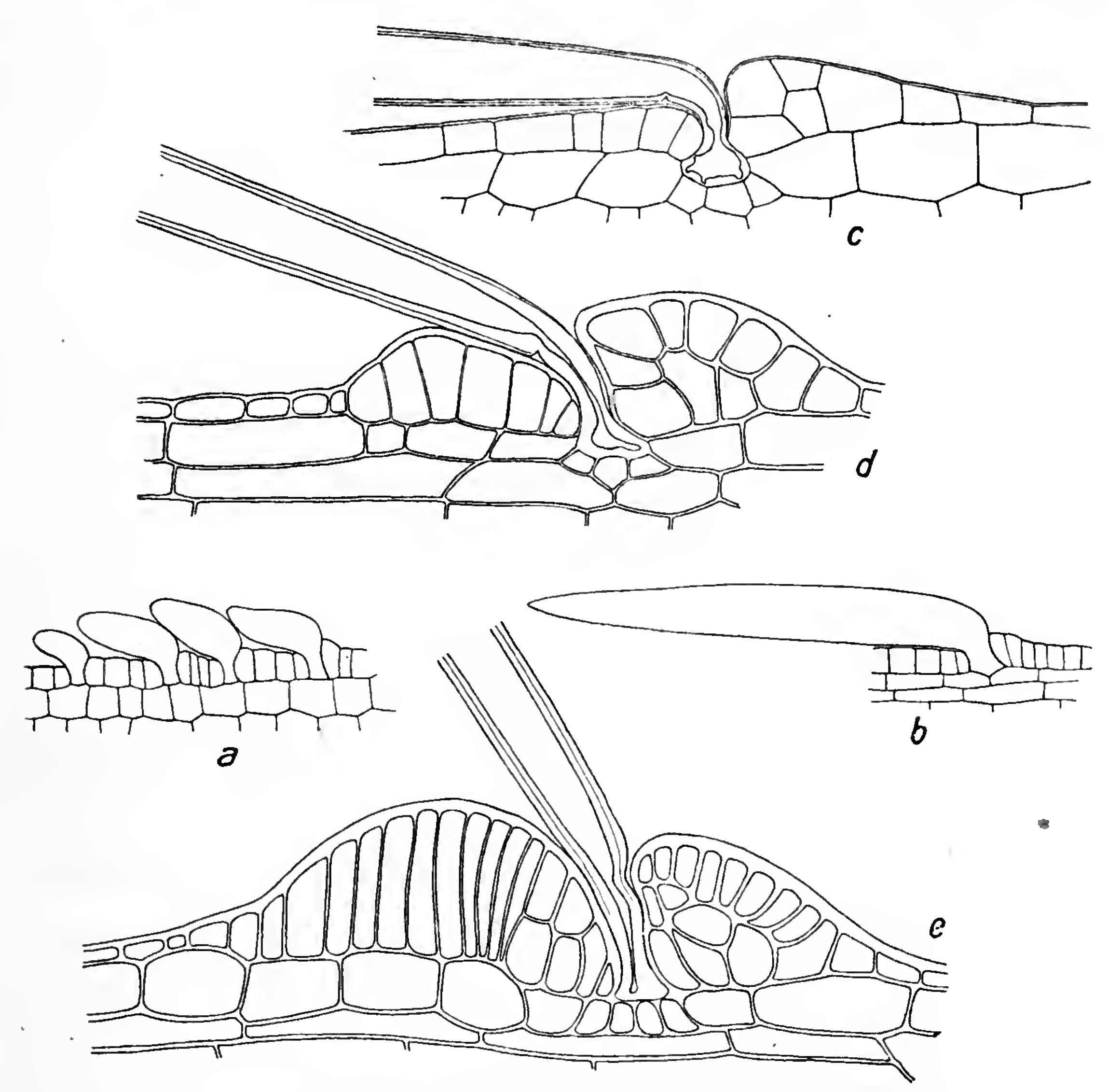


Fig. 8. Ctenanthe setosa, Entwicklungsgeschichte der Haare von der Blattscheide. *e* Der Endzustand. Vergr. 250.

eine Knickungsfalte nahe der Basis bildet. Das Vorübergleiten der Spitze des wachsenden Haares an der bedeckenden Scheide wird durch außerordentliche Glätte der Scheidenepidermis ermöglicht. Noch bevor das Haar ganz ausgewachsen ist, was innerhalb der Scheidenumhüllung geschieht, wachsen die Epidermiszellen, die von unten her an die Haarbasis grenzen, bedeutend heran und teilen sich unregelmäßig. Dies

1) Die Haare mit ihrem Polster sind auch Debski aufgefallen. Vgl. „Über den Bau und den Bewegungsmechanismus der Blätter der Marantaceen", Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, 1895, pag. 245.

setzt sich fort, wenn der die Haare tragende Teil von der Bedeckung frei geworden ist, aber zugleich greift dieser Vorgang jetzt um das Haar herum auf die obere Seite über, so daß ein Ringwall entsteht, und die sich vergrößernden Epidermiszellen drängen das Haar von der Scheidenoberfläche weg. Die vergrößerten Epidermiszellen auf den Flanken des Haares verhindern, daß das Haar auf die Seite gleitet, und verbürgen eine Bewegung des Haares in der Medianebene. Die Zahl der aktiv beteiligten Zellen ist oft beträchtlich und der Kraftarm des Hebels erreicht so eine ansehnliche Länge. Die Knickung wird bei dieser Verschiebung allmählich ausgeglichen, wobei der Basalteil seine Lage innerhalb der Epidermis nicht ändert, die Falte auf der konkaven Innenseite verschwindet mehr oder weniger und dafür tritt eine weniger scharfe Falte an der gegenüberliegenden Stelle auf. Zuletzt steht das Haar in einem Winkel von 60—70° ab. Erwähnt kann noch werden, daß in den Epidermispolstern, die die ausgewachsenen Haare umgeben, regelmäßig Anthokyan auftritt.

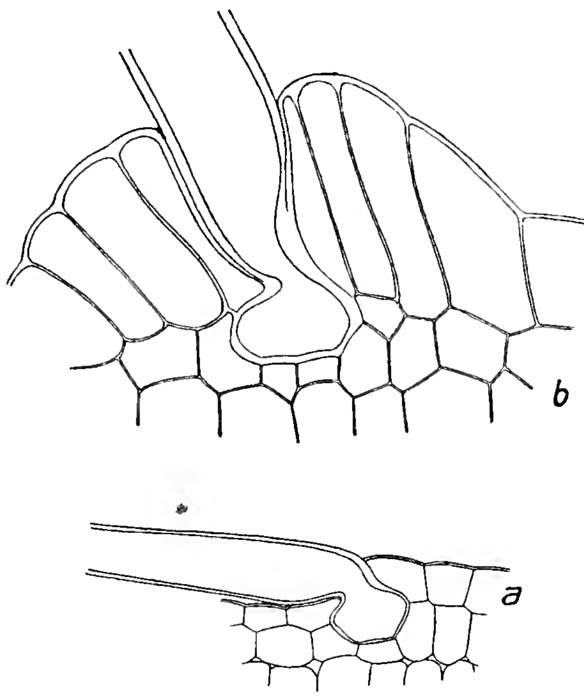


Fig. 9. *a* Panicum plicatum, junges Haar von der Spreitenoberseite. *b* Panicum sp., Haar von der ausgewachsenen Blattscheide. Vergr. 200.

In ganz analoger Weise richten sich bei zahlreichen Gramineen [1]), besonders aus der Unterfamilie der Panicoideen, die starken Borstenhaare auf, die an der Scheide und auf der Spreite der Blätter, manchmal auch am Halm unter der Rispe vorkommen und zuerst meistens aufwärts angedrückt liegen. Die Haare sind über der weiten Basis tief eingeschnürt und in jugendlichen Stadien dicht über der Einschnürung geknickt (Fig. 9 *a*). Wenn nun die Epidermiszellen auf der konkaven Seite auswachsen und das Haar in die Höhe drängen, wird der spitze Winkel der Knickung stumpfer (Fig. 9 *b*). Die Einschnürung stellt also das Gelenk dar, in dem das Haar sich bewegt. Wie die übrigen Membranteile des Haares, die bei der Aufrichtung noch plastisch sein müssen, ihre Lage und Krümmungsform ändern, geht aus der Vergleichung der beiden

1) Schon Duval-Jouve bildet Haare ab, deren Fuß von Epidermiszellen umwallt ist (Histotaxie des feuilles de Graminées, Ann. d. scienc. nat., sér. 6, t. 1, 1875). Auch Grob (l. c.) kennt die „Polsterhaare“, ohne nach der Funktion des Polsters zu fragen. Er hat sie bei sehr vielen Panicoideen, aber auch bei einer Anzahl von Poaeoideen gefunden.

Stadien hervor. Ein Unterschied gegenüber Ctenanthe besteht darin, daß bei Panicum auf der konkaven Seite des Haares die Formänderung der Membran von der Basis her nicht über die eingeschnürte Stelle hinaufgreift, während bei Ctenanthe der ganze Teil bis zu der Falte die Krümmungsform ändert. Auf der konvexen Seite ist das Verhalten ziemlich übereinstimmend.

Beispiele sind: Zea mays, Andropogon gryllus, A. ischaemon, Panicum capillare, P. miliaceum, P. plicatum (hier sind die Haare an der Scheide und auf der Spreitenunterseite basiskop), Setaria glauca, Eleusine indica.

B. b. α. Hepatica triloba, Fig. 10. Die Blatt- und Blütenstiele und die Unterseite der Blattlamina sind in der Jugend dicht mit dünnen, weichen, einzelligen, bald luftführenden Haaren bedeckt, die mit scharfer Knickung aufwärts angedrückt liegen. Am Blatt rücken die Haare später nur auseinander, ohne ihre Orientierung zu ändern. An den Blatt- und Blütenstielen wachsen die über dem Haar liegenden Epidermiszellen gegen das Haar hin vor, die Membran zwischen der Haarbasis, den Epidermiszellen und den anstoßenden Rindenzellen verdickt sich, und das Haar wird, ohne Ausgleich der Knickung, umgelegt und vertikal aufgerichtet, unter Drehung der Basis um eine tangential zum Stiel liegende Achse.

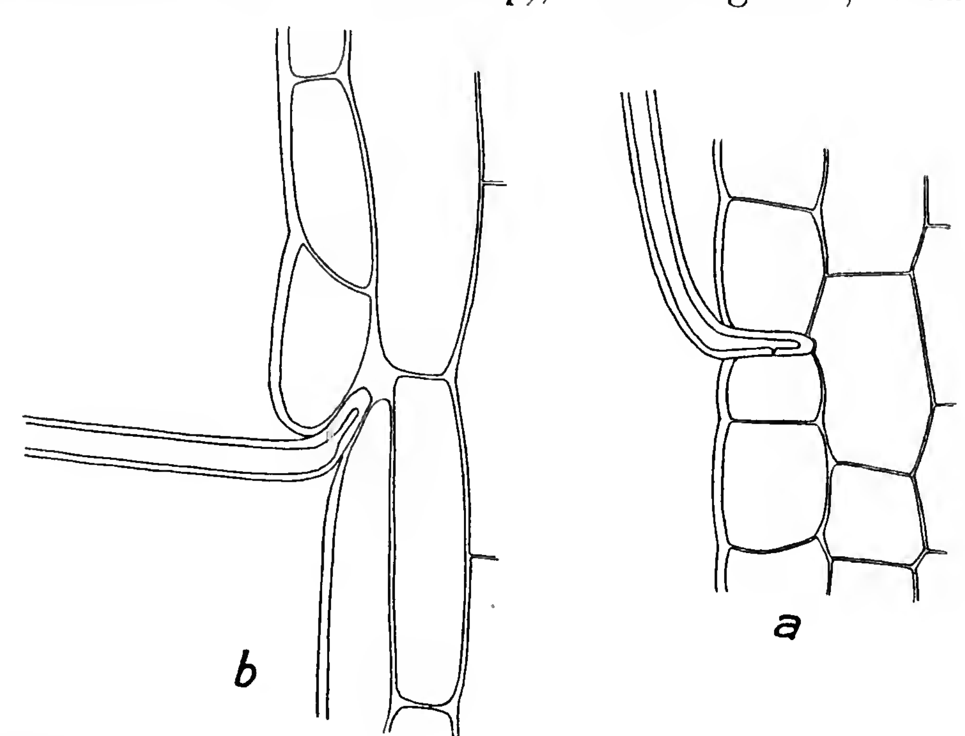


Fig. 10. Hepatica triloba, Haare vom Blütenstiel, *a* noch anliegend, *b* aufgerichtet. Vergr. 320.

Ebenso verhalten sich die Haare an den Laub- und Involukralblättern und an der Außenseite des Blütenkelchs von Pulsatilla vulgaris, patens usw., auch die Haare an den Blattstielen von Ranunculus bulbosus und Alchemilla montana. Wenn die Haarbasis breiter ist, wird das Rindengewebe bei der Aufrichtung in Mitleidenschaft gezogen (vgl. B. b. β. 1).

2. Biophytum sensitivum. Die Blattspindel trägt geknickte, zunächst aufwärts angedrückte einzellige Haare, die ähnlich wie bei Hepatica durch auswachsende Epidermiszellen aufgerichtet werden. Ein

Unterschied gegenüber Hepatica liegt darin, daß in den aktiven Epidermiszellen Teilungen senkrecht zur Oberfläche auftreten. Eine Abbildung des ausgebildeten Zustandes gibt Haberlandt[1]).

B. b. *β*. 1. Potentilla sterilis, Fig. 11. Die jungen Blätter tragen ein dichtes seidiges Kleid von einzelligen, über der Basis geknickten, aufwärts angedrückten Haaren. Die Aufrichtung erfolgt in ganz ähnlicher Weise wie bei Hepatica, nur beteiligt sich ein größeres Stück der Epidermis, das sich weiter vorwölbt, und auch die unterliegenden Rindenzellen vergrößern und teilen sich. So wird während der Drehung des Haares ein Höcker gebildet, auf dem das ausgebildete Haar exzentrisch inseriert sitzt. Die Drehung kann am Blattstiel 90° und darüber betragen, so daß die Haare zuletzt gewöhnlich stark rück-

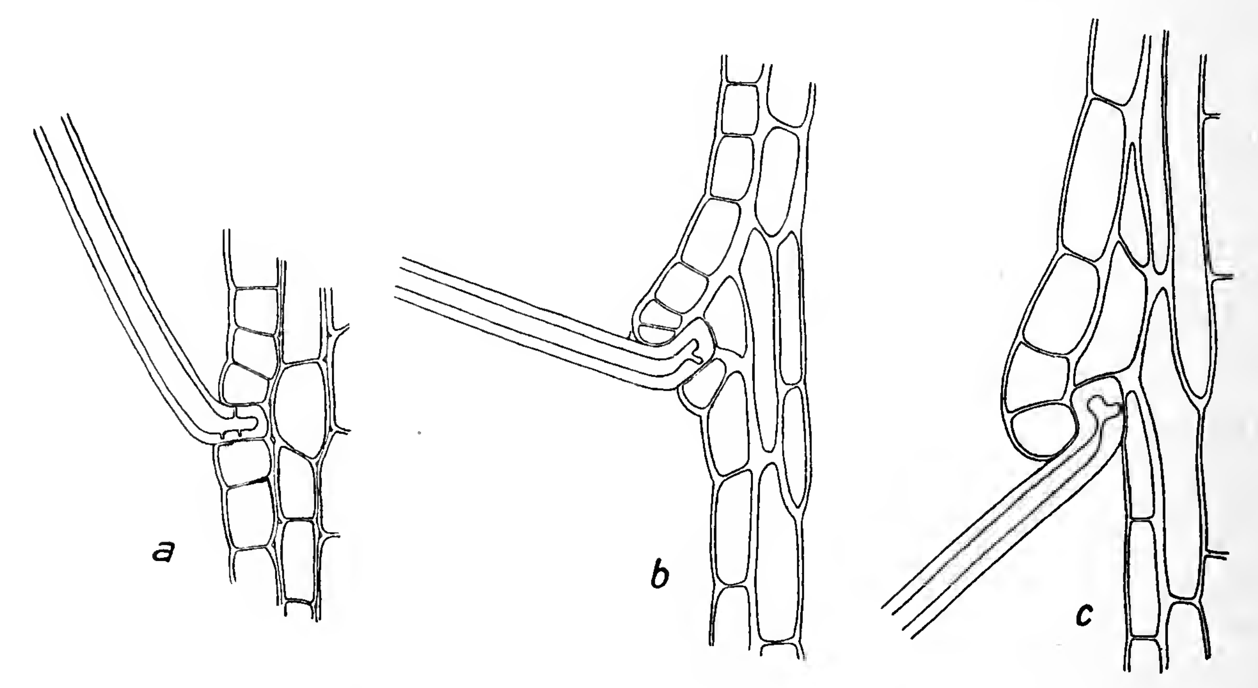


Fig. 11. Potentilla sterilis, Haare vom Blattstiel. *c* ausgewachsen und umgelegt. Vergr. 250.

wärts geneigt erscheinen. Vollkommene Übereinstimmung zeigen viele andere Rosaceen, z. B. Potentilla micrantha, pilosa, recta, Fragaria vesca, Agrimonia eupatorium, Acaena pinnatifida. Die schwächeren Haare erfahren z. B. bei Pot. pilosa keine Aufrichtung, und bei Potentilla alba, die nur dünne Haare besitzt, unterbleibt eine Stellungsänderung ganz.

Zu demselben Typus gehören außerdem die Griffelhaare von Geum reptans (Fig. 12), die im Gegensatz zu denen von Dryas, Pulsatilla usw. nicht hygroskopisch sind und nach erfolgter Aufrichtung sich dem Griffel nicht mehr anzulegen vermögen. Auch außerhalb der Familie der Rosaceen findet sich derselbe Modus noch; an den Blattstielen von

---

1) Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzepion mechanischer Reize, 1901 (2. Aufl. 1906), Taf. IV, Fig. 3. — Auch in Physiolog. Pflanzenanatomie, 3. Aufl. 1904, pag. 519.

Oxalis imbricata und von Ranunculus polyanthemos werden die zuerst aufwärts anliegenden Haare aufgerichtet, am Stengel und an den Blattstielen von Ranunculus lanuginosus und von stärker behaarten Formen des R. repens werden sie sogar nach unten umgelegt.

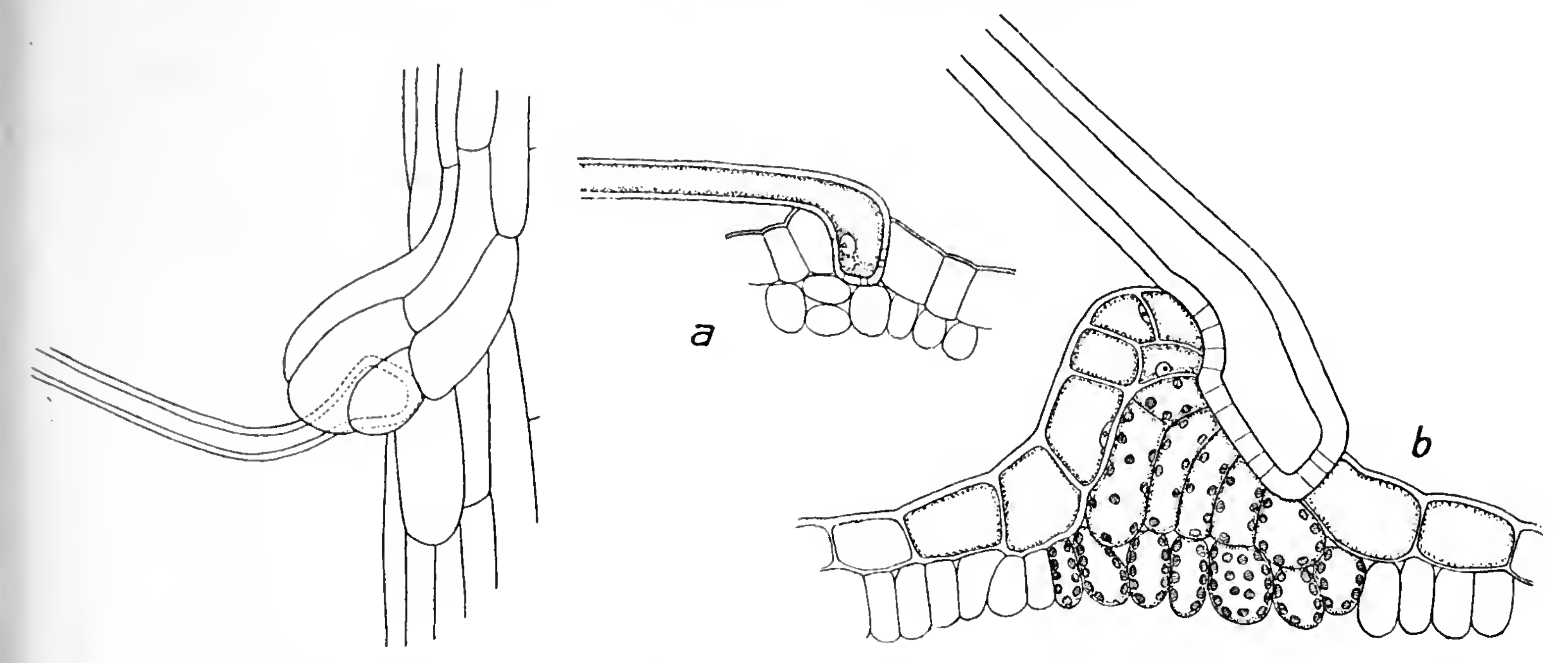


Fig. 12. Geum reptans, ausgewachsenes Griffelhaar. Vergr. 250.

Fig. 13. Biophytum sensitivum. Haare von der Oberseite des Blättchens, *b* ausgewachsen. Die Blättchenspitze würde links liegen. Vergr. 320.

2. Biophytum sensitivum, Fig. 13. Die Blättchen des gefiederten Blattes tragen, wenn sie jung sind, ebensolche geknickte Haare wie die Blattspindel (vgl. B. b. *a.* 2.), unten in ziemlich großer Zahl, oben spärlich. Auf der Unterseite bleiben die Haare schwach und angedrückt, oberseits wachsen sie stärker heran und werden durch weit vorspringende Höcker, die von Epidermis und Mesophyll unter Zellteilung gebildet werden, aufgerichtet, doch nicht bis zur Vertikalstellung. Die Teilungswände in der Epidermis sind ziemlich unregelmäßig orientiert, teils antiklin teils periklin. Abbildungen des fertigen Zustands sind auch bei Haberlandt[1]) zu finden.

3. Knautia arvensis, Fig. 14. Stengel und Blätter sind mit starken einzelligen Borstenhaaren bedeckt, die in der Jugend ziemlich dicht anliegen, und zwar am Stengel und auf der Blattunterseite abwärts, auf der Blattoberseite aufwärts[2]). Später wird der Winkel, den die Haare mit der Oberfläche des Stengels bzw. des Blattes bilden, vergrößert, doch bleibt die ursprüngliche Richtung der Neigung noch erhalten. Auf der Blattunterseite zeichnen sich die Epidermiszellen, die an ein Haar grenzen, vor den übrigen, zwischen denen Spaltöff-

1) Haberlandt, Sinnesorgane usw., Taf. IV.

2) Keulenförmige Drüschen, die sich auf beiden Blattseiten finden, sind immer aufwärts gekrümmt.

nungen auftreten, schon früh durch bedeutendere Tiefe aus, besonders die Zellen, die von oben her an das Haar stoßen. Später wird der Größenunterschied noch beträchtlicher, doch der Übergang meistens mehr allmählich vermittelt, und die größte Tiefe erreichen die Zellen, die von unten an die konkave Seite des Haares grenzen. Auch die Breite dieser Zellen sowie die Orientierung ihrer Seitenwände wird wesentlich verändert, wie aus der Vergleichung der beiden in der Abbildung wiedergegebenen Stadien zu entnehmen ist, und das Resultat ist die Abdrängung des langen Haares von der Epidermis. Die Membran der Haare selbst scheint übrigens noch plastisch zu sein, wenn die Aufrichtung beginnt; die konvexe Krümmung auf der Oberseite flacht sich nämlich etwas ab. Das Mesophyll wird ähnlich wie bei den vorausgehenden

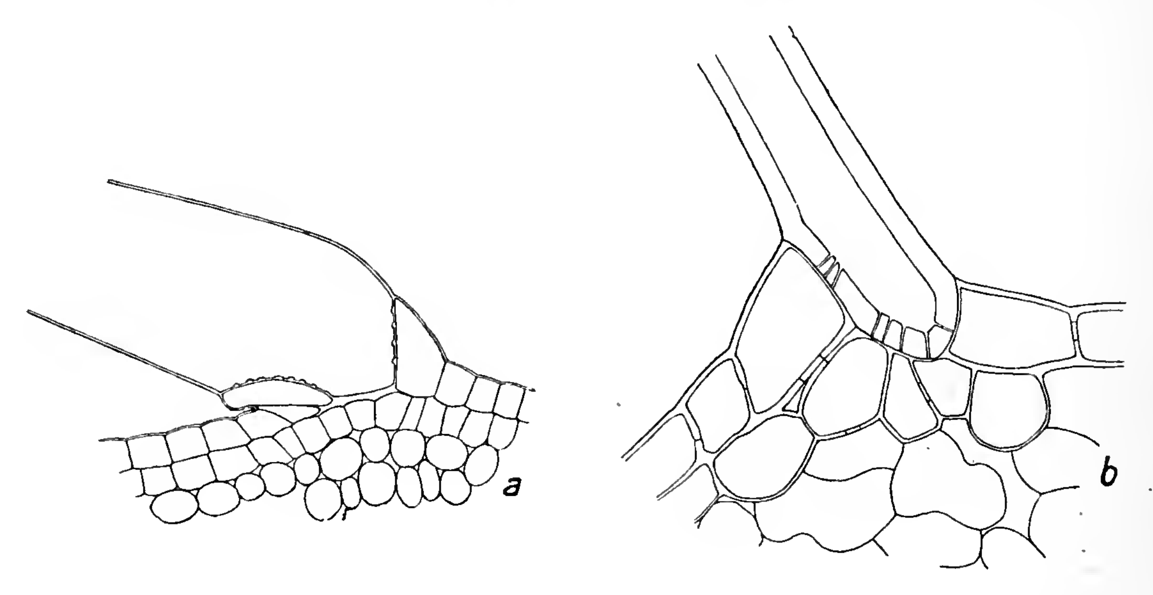


Fig. 14. Knautia arvensis, Haare von der Blattunterseite. *a* ein sehr starkes junges, *b* ein schwächeres älteres. Vergr. 170.

Typen in den Vorgang mit hineingezogen. Ein Unterschied gegenüber Biophytum und noch mehr gegenüber Potentilla kommt darin zum Ausdruck, daß die Außenwände der aktiven Epidermiszellen sich nicht über die Linie der Verwachsung von Haar und Epidermis vorwölben, sondern gerade bleiben.

B. b. γ. 1. Calamus ciliaris, Fig. 15. Sproßachse, Blattspindel und Blättchen sind mit langen, vielzelligen Borsten bedeckt, die in der Jugend aufwärts anliegen. Später beginnt das an eine Borste anschließende subepidermale Gewebe in zwei Schichten, von denen die äußere farblos ist, die innere Chlorophyll führt, stark zu wachsen, wodurch das Postament der Borste sich erhöht und verbreitert, und zwar vorzugsweise oberhalb der Borste. Diese wird infolgedessen gedreht, meistens so weit, daß sie von dem tragenden Organ vertikal absteht. Die Epidermis ist von der Borste auf der Oberseite durch eine Falte, die dauernd erhalten bleibt (in der Figur bei f), deutlich geschieden

und beteiligt sich nicht aktiv an der Aufrichtung, sondern dehnt sich nur in dem Maße, wie das Wachstum des Rindengewebes es verlangt.

2. Mimosa pudica. Die Blätter tragen hauptsächlich auf den Gelenken starke, als vielzellige Zellkörper entwickelte Borsten. Diese sind in frühen Stadien aufwärts niedergedrückt und werden durch das Wachstum des unterliegenden Rindengewebes aufgerichtet. Das aktive Gewebe bleibt kleinzellig, indem die Zellen während der Bildung des Postaments sich unregelmäßig teilen, und infolgedessen sind die Vorgänge, die zur Aufrichtung führen, aus dem Endzustand viel weniger klar zu erschließen als bei Calamus ciliaris.

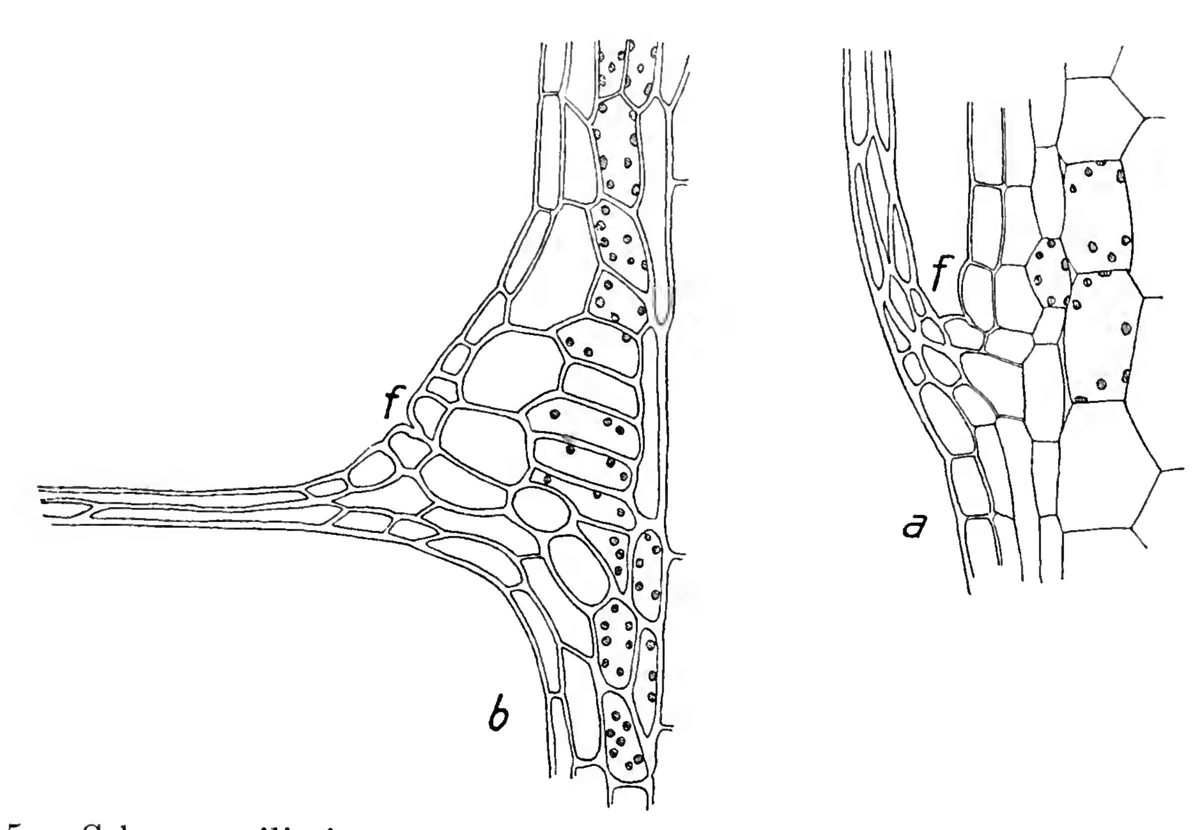


Fig. 15. Calamus ciliaris. *a* eine ausgewachsene schwache Borste von einem Blättchen, die nicht aufgerichtet wurde; *b* eine aufgerichtete Borste vom Blattstiel. Vergr. 320.

Lageveränderungen, die mit den bisher beschriebenen gesetzmäßig verlaufenden nicht viel gemein haben, zeigen die Haare von Carex hirta und die verschiedener Luzula-Arten. Die Haare auf der Scheide und der Lamina der Blätter von Carex hirta sind einzellig, kurz und zart. Sie liegen zuerst aufwärts angedrückt, beim Austrocknen kräuseln sie sich und spreizen teilweise unregelmäßig ab. Am Blattrand von Luzula pilosa stehen vielzellige, zunächst angedrückte Haare, die an der Basis sehr dünnwandig sind und umknicken, wenn sie bei oder nach der Entfaltung auf ein Hindernis stoßen. Sie stehen deshalb eine Zeitlang ganz unregelmäßig ab und werden zuletzt abgeworfen.

Überblicken wir die geschilderten Fälle, in denen Haare oder haarartige Bildungen durch nachträgliche Wachstumsvorgänge ihre Lage verändern, so ergibt sich, daß gewöhnlich die zunächst dicht anliegenden

Haare in eine zur Oberfläche des tragenden Organs mehr oder weniger senkrechte Lage gebracht werden. Seltener kommt es vor, daß akroskope Haare über die Vertikalstellung weg in ausgesprochen basiskope Orientierung übergeführt werden (an Stengeln und Blattstielen). Der umgekehrte Vorgang, daß basiskope Haare weiter als bis zur Senkrechtstellung verlagert werden, ist mir nirgends zu Gesicht gekommen. Ebenso tritt nie eine Niederlegung vorher abstehender Haare ein. An Drüsenhaaren ist mir eine sekundäre Veränderung der Lage nicht bekannt geworden.

Zu diskutieren, welche Faktoren für das ausgiebige Wachstum der Nachbarzellen der Haare verantwortlich zu machen sind, empfiehlt sich nicht, so lange Experimente fehlen. Die Beobachtung, daß schwache Haare oft anliegend bleiben, während daneben stärkere aufgerichtet werden, deutet darauf hin, daß einfache Ernährungsverhältnisse maßgebend sein können.

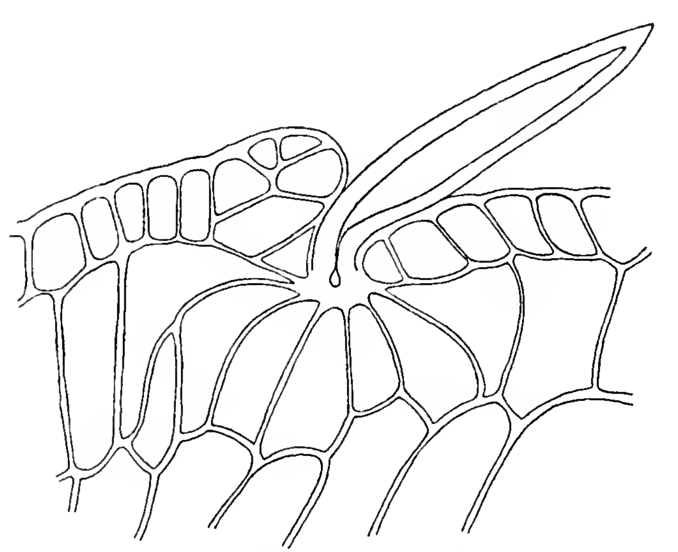


Fig. 16. Ctenanthe setosa Ausgewachsenes Haar vom Blattstiel. Vergr. 250.

Eines ist jedenfalls sicher, daß das Wachstum der Epidermiszellen nicht ausschließlich im Zusammenhang mit der Aufrichtung der Haare, also bildlich gesprochen zum Zweck der Aufrichtung eintritt. Am oberen Teil des Blattstiels von Ctenanthe ist nämlich die Wucherung auf der konvexen Seite der Haare allein vorhanden (Fig. 16), kann also nicht zur Aufrichtung führen. Die Haare, die hier kürzer, aber noch dickwandiger sind als an der Scheide, bleiben dauernd angedrückt, und die Höckerbildung kann kaum irgendwelche Bedeutung haben. Ein ähnliches Vortreten der Epidermiszellen über die Haarbasis ist mir auch an den Griffelhaaren von Clematis vitalba gelegentlich zu Gesicht gekommen.

Bei den normalen Monokotylenhaaren vom Typus Ctenanthe ist, wie oben angegeben, kein einseitiges Epidermispolster auf der konkaven Haarseite vorhanden, sondern ein die ganze Haarbasis umfassender Ringwulst. Der Teil des Wulstes, der auf der konvexen Seite des Haares liegt, hat natürlich mit der Aufrichtung nichts zu tun, wohl aber wirkt er als Widerlager für das aufgerichtete Haar. Das Haar

1) Hier sind auch die „Fühlpolster" zu nennen, die Haberlandt (Sinnesorgane 1906, pag. 160, Taf. IX) von den Blattstielen von Clematis vitalba beschreibt.

ist ja an den aufrichtenden Epidermiszellen nirgends festgewachsen. Soll es also nach allen Seiten hin gegen Verschiebung aus der zuletzt erworbenen Richtung geschützt sein, so muß es von allen Seiten her gestützt werden, wie es durch den Ringwulst geschieht.

Als Anpassung an den Vorgang der Aufrichtung könnte allenfalls die Falte gedeutet werden, die bei Ctenanthe setosa an den langen Haaren der Blattscheide regelmäßig auf der konkaven Seite nahe der Basis auftritt (vgl. Fig. 8). Der Basalteil selbst verändert ja seine Lage nicht in der Weise, wie es bei den geknickten, starr bleibenden Haaren etwa von Potentilla geschieht, vielmehr wird das Lageverhältnis zwischen Basis und Spitzenteil modifiziert, und das ist sicher mit geringerer Arbeitsleistung zu erreichen, wenn auf der Seite, die gespannt wird, durch das Vorhandensein einer eingefalteten dünnen Membranpartie die Möglichkeit der Verlängerung geboten ist. Daß die Falte keine mechanisch notwendige Konsequenz der Entwicklungsart der betreffenden Haare ist, zeigen die Jugendstadien (vgl. Fig. 8*b*), in denen die Krümmung an der Basis schon die endgiltige Form zeigt, ohne daß die Falte angedeutet wäre. Diese wird also erst nachträglich, während des Dickenwachstums der Haarmembran, gebildet, und merkwürdiger Weise fehlt diese nachträgliche Differenzierung an den Haaren des Blattstiels, die dauernd angedrückt bleiben, so daß die Falte bedeutungslos wäre (vgl. Fig. 16).

Zum Schluß sollen nun noch einige Beispiele angeführt werden, bei denen eine Stellungsänderung der Haare nicht erfolgt. Dies ist unter allen Umständen dort der Fall, wo die Haare am entwickelten Organ anliegen; denn eine nachträgliche Niederbiegung ursprünglich abstehender Haare ist nirgends zur Beobachtung gekommen. Es wird also nur nötig sein solche Pflanzen zu nennen, die von vornherein abstehende Behaarung tragen. Solche Behaarung kann nur dort auftreten, wo die Haare sich frei entwickeln, entweder weil die tragenden Organe sich schon in frühen Stadien nicht gegenseitig decken, oder weil die Haare verhältnismäßig spät heranwachsen. Drüsenhaare sind in der folgenden Aufzählung ausgeschlossen. Auf den morphologischen Wert der Haarbildungen ist keine Rücksicht genommen.

Carex pilosa, Urtica dioica, Papaver rhoeas[1]), Geranium sp. sp., Oxalis sarmentosa, Epilobium hirsutum, Waldsteinia trifoliata, Myrrhis odorata, Chaerophyllum aureum, Hydrocotyle densiflora, Scrofularia vernalis, Anchusa officinalis, Clinopodium vulgare, Galeopsis tetrahit, La-

1) Eine Rasse mit aufwärts anliegenden Borsten tritt viel seltener auf als die gewöhnliche mit wagerecht abstehenden.

mium album, Campanula rapunculoides, trachelium, Galium aparine, cruciata, Chondrilla juncea, Hieracium pratense, Hypochoeris radicata.

Funktion, Funktionswechsel und Funktionsverlust.

Für die Funktion, die eine Haarbedeckung ausüben kann, ist von Bedeutung einmal der Zustand der Haarzellen, d. h. der Umstand, ob sie lebend oder tot sind, weiter die Dichtigkeit des Haarkleides und endlich die Stellung des einzelnen Haares zur Oberfläche des tragenden Organes.

Lebende, plasmaführende Haare müssen, wenn ihre Wand nicht zu dick oder sonst für Wasserdampf sehr wenig durchlässig ist, notwendig die kutikulare Wasserdampfabgabe des tragenden Organs durch Vergrößerung der transpirierenden Oberfläche steigern. Ob die Pflanze von dieser Leistung Nutzen hat oder nicht, ist für die Feststellung der Funktion ohne Bedeutung. Aber zunächst ist sogar die Funktion nur theoretisch postuliert, nicht durch Versuche im konkreten Fall exakt nachgewiesen. Für andere, spezifische Funktionen, wie wir sie bei den Fühl- und Brennhaaren antreffen, ist natürlich auch der Gehalt an lebendem Plasma Bedingung.

Tote, luftführende Haare geben selbst kein Wasser ab; vielmehr können sie die Transpiration durch Erschwerung der Dampfbewegung herabdrücken[1]) und bei entsprechender Lagerung auch als Lichtschirm wirken[2]), wobei zugleich wieder eine Verminderung der Transpiration resultiert, weil ja ein großer Teil der tatsächlich von den Haaren zurückgeworfenen Energie im Blattinnern als Wärme auftreten würde; nicht zu vergessen ist auch, daß eine Oberfläche, die wenig strahlende Energie absorbiert, ebenso durch Strahlung wenig Wärme verliert, wenn die Umgebung sich abkühlt. Am vollkommensten werden diese beiden Funktionen erfüllt von sehr dicht stehenden langen, gekräuselten oder durch Verzweigung verfilzten Haaren. Ein Kleid von schlichten, nicht sehr dicht stehenden Haaren kann diese Wirkung nur hervorbringen, wenn die Haare sich an die Oberfläche des tragenden Organs knapp anlegen, also nicht nur mit der Basis, sondern ihrer ganzen Ausdehnung nach die Epidermis decken, wie wir es oft an jungen Blättern finden.

1) Literatur bei Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, 1904, pag. 208.

2) Versuche über die quantitative Wirkung dichter Haarbekleidung bei Baumert, „Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern". Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IX, 1907, pag. 116 ff. Hier auch die ältere Literatur. Die scharfe Kritik, die Pringsheim (Botan. Zeitung 1908, Sp. 186) der Arbeit vom exakt physiologischen Standpunkt aus angedeihen läßt, hindert nicht, daß die Arbeit als wertvoller Beitrag zur Ökologie der in Frage stehenden Einrichtungen erscheint.

Stehen solche anliegenden Haare verstreut, so können sie überhaupt keinerlei Funktion ausüben, wenn sie weder der Sekretion noch der Absorption dienen und wenn sie nicht durch mineralische Inkrustation tierischen Feinden gegenüber wirksam werden.

Sobald dagegen isolierte Haare vom tragenden Organ abstehen, sind sie verschiedener Verrichtungen fähig, die zwar nicht auf die physiologischen Daseinsbedingungen unmittelbar insofern Einfluß haben, als sie die Einwirkung der Atmosphärilien modifizieren, die aber doch für die Beziehungen der Pflanze zu ihrer Umgebung Bedeutung gewinnen können, nämlich dadurch, daß sie etwa schlaffen Stengeln die Verankerung an festeren Stützen ermöglichen, oder daß sie gegenüber Tieren, die der Pflanze nahe kommen, irgendwelche Rolle spielen. So finden wir abstehend die Fühlhaare von Dionaea, die Brennhaare der Urticaceen usw., die Klimmhaare von Galium aparine, von Ceropegia Sandersoni, die des Hopfens[1]). Alle diese Haarformen könnten den Funktionen, die sie tatsächlich ausüben, nicht genügen, wenn sie dem Blatt oder Stengel dicht anlägen. Außerdem erscheinen die abstehenden steifen Haare, die an allen Teilen des Vegetationskörpers so weit verbreitet sind, sehr geeignet kleinen kriechenden Tieren die Fortbewegung zu erschweren. Die Richtung der Haare, die ja meistens nicht genau vertikal abstehen, erscheint von diesem Gesichtspunkt aus nicht unzweckmäßig. Wie oben erwähnt wurde, sind nämlich die Haare mit der Spitze gewöhnlich am Stengel abwärts, am Blatt aufwärts gekehrt; bei kriechenden Pflanzen, wie Fragaria, manchen Potentillen, seltener bei hochstengeligen Formen, wie Ranunculus lanuginosus, zeigen die Blattstiele, wenn sie erwachsen sind, den Behaarungsmodus von Stengeln. Kleinen Tieren wird es nicht leicht fallen gegen schräg entgegenstehende Stacheln zu kriechen, und so wird einem von unten aufkriechenden Tier der Weg am Stengel versperrt, einem anderen, das irgendwie auf ein Blatt gelangt ist, das Vordringen zum Stengel und zu anderen Blättern schwer gemacht.

Kleine Gartenschnecken, deren Schale nur 5—8 mm Durchmesser hatte und die sich von den kahlen Blättern der Poa annua nährten, schienen sich wohl zu sträuben, wenn sie gezwungen wurden auf die behaarten Stiele von Fragaria collina oder Potentilla sterilis oder auf die behaarten Blattscheiden von Elymus europaeus hinüberzukriechen.

---

1) Die zweiarmigen Haare des Hopfens liegen zunächst mit ihren horizontalen Schenkeln dem Stengel an und werden nachträglich durch ein kräftiges Postament emporgehoben, wodurch die bekannte Amboßgestalt zustande kommt. Vgl. Rauter, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Denkschrift der k. Akad. d. Wissensch., mathem.-naturw. Klasse, Bd. XXXI, 1871.

Waren sie aber einmal auf dem behaarten Organ, so kamen sie ohne merkliche Schwierigkeit vorwärts, indem sie mit dem breiten Fuß die Haare niederdrückten; noch weniger Widerstand fanden 20—25 mm große Schnecken. Der Versuch zu entscheiden, ob die Schnecken im Hunger eher an rasierten als an unrasierten Stielen und Stengeln aufkriechen, scheiterte daran, daß es mir nicht gelang behaarte Pflanzen zu finden, die von den Schnecken angenommen werden. Die Tiere wurden mit den in Erde gesteckten Blättern und Grashalmen tagelang in großen Glaswannen eingesperrt. Einzelne kletterten an den rasierten wie den unrasierten Organen hinauf, die meisten blieben aber nach kurzem Suchen an den Gefäßwänden oder auf der Erde bewegungslos sitzen.

Dunkelbraune Ameisen von 4 mm Länge liefen an stark behaarten Blattstielen von Potentilla sterilis ohne jede Schwierigkeit auf und ab, ebenso Käfer von ähnlicher Größe.

Experimente mit Blattläusen ergaben dagegen positive Resultate. Schwarze Blattläuse, die im Garten auf Valeriana officinalis saßen, hatten schon bei 2 mm Länge ersichtliche Mühe aufzuwenden, um auf den Blattstielen von Potentilla sterilis vorwärts zu kommen. Und jüngere, nur 1 mm große Tiere kamen, trotz angestrengter Bemühung, wie mit der Lupe zu beobachten war, meistens buchstäblich nicht vom Fleck. Mit diesem Ergebnis stimmt die Beobachtung überein, daß Blattläuse vorzugsweise auf kahlen oder schwach behaarten Pflanzen auftreten. Haare, die so weit auseinander stehen, daß die Läuse zwischen den Haaren die Epidermis erreichen, können natürlich auch bei beträchtlicher Länge keinen Schutz in dem angegebenen Sinn gewähren.

Die oben beschriebenen Habitusveränderungen, denen ein Haarkleid unterliegen kann. sind also nicht ohne Bedeutung für die Funktion der Haare. Wo angedrückte Haare, die am jungen Blatt oder Stengel eine zusammenhängende Decke bildeten, bei der Entfaltung weit auseinander gerückt werden. verlieren sie ihre Funktion, wenn sie anliegend bleiben und nicht mineralisch inkrustiert sind. Der voll besonnten oft Spaltöffnungen führenden Oberseite fehlen die Haare oft ganz, unterseits sind sie nach der Entfaltung zur Hauptsache auf die Nerven beschränkt, wo Chlorophyllparenchym und Spaltöffnungen fehlen, oder sie sind bei gleichmäßiger Verteilung überall so weit auseinander gezogen, daß sie vollkommen wirkungslos bleiben müssen.

Eine neue Funktion an Stelle der verlorenen können solche isolierten Haare aber gewinnen, indem sie sich aufrichten, weil sie jetzt

als Schutz gegen kriechende tierische Schädlinge zu dienen vermögen. Derselbe Funktionswechsel liegt vor, wenn Haare, die noch so dicht stehen, daß sie im angedrückten Zustand wohl als Transpirationsschutz wirken könnten, aufgerichtet werden.

Wo die Haare im angedrückten Zustand keinerlei Funktion ausüben können, weil sie durch Umhüllungen (Fruchtblätter bei den Samen, Blattscheide bei Ctenanthe usw.) bis zur Zeit des Absterbens von der Berührung mit der Atmosphäre abgeschnitten und deshalb sogar am Transpirieren gehindert sind, werden sie durch die Aufrichtung überhaupt erst funktionsreif. Ebenso beginnt bei den Haaren von Ceropegia Sandersoni die Phase der Wirksamkeit wohl erst mit der Aufrichtung. Die Haare sind frühzeitig ziemlich derbwandig, bilden auch nur kurze Zeit eine zusammenhängende Decke. Im abgespreizten Zustand vermögen sie als Klimmhaare zu fungieren.

Dagegen kann man wohl von einem Funktionswechsel sprechen, wenn Griffel- und Grannenhaare, die im lebenden Zustand als Transpirationsapparate wirken, mit dem Absterben in den Dienst der Keimverbreitung treten, einerlei ob die Haare hygroskopisch sind oder unbeweglich abstehen. Unter diesen Apparaten, die für die Keimverbreitung Bedeutung haben, stellen die hygroskopischen Mechanismen eine zweckmäßigere Form dar als der Typus der starr aufgerichteten Haare von Geum, weil die Aufrichtung der Haare, die die Verstreuung durch den Wind erleichtert, nur bei einer Witterung erfolgt, wo nicht durch fallenden Regen die Fortführung der Keime gefährdet ist.

Für den Deszendenztheoretiker ist noch bemerkenswert, daß einerseits der Typus der hygroskopischen Flughaare in den verschiedensten Gruppen der Angiospermen zur Ausbildung gekommen ist, und andererseits so nahe verwandte Pflanzen, wie Geum reptans und Dryas octopetala, Flughaare verschiedener Art erworben haben.

Zur Frage der Sinneshaare von Mimosa und Biophytum.

Die Borsten von Mimosa sind ebenso wie die Haare von Biophytum im ausgebildeten Zustand von Haberlandt[1]) beschrieben worden. Haberlandt bringt die anatomischen Eigentümlichkeiten der genannten Organe zu der Stoßreizbarkeit der beiden Pflanzen in Beziehung und steht nicht an die Haare mit Einschluß der angrenzenden parenchymatischen Elemente als Perzeptionsorgane für mechanische Reize zu bezeichnen.

---

1) Haberlandt, Sinnesorgane usw., 1901, pag. 79 ff., 1906, pag. 101 ff., Taf. IV. — Auch Physiologische Pflanzenanatomie, pag. 519.

Daß ein starres Haar, das in einem durch Deformation der Zellen reizbaren Gewebe inseriert ist, als „Stimulator" wirkt, ist eine physikalische Notwendigkeit, insofern als ein geringer Druck oder Zug, der an dem langen Haarhebel angreift, eine verhältnismäßig bedeutende Wirkung ausüben muß. Zu untersuchen bleibt nur, ob die durch Biegung des Haares erzeugte Deformation einen Reiz hervorrufen kann, der den Schwellenwert erreicht. Nach den Mitteilungen Haberlandts ist dies bei Mimosa tatsächlich der Fall, und ich selber habe, allerdings nur bei Pflanzen, die sich auch sonst als sehr empfindlich erwiesen, denselben Erfolg mehrfach beobachtet. Haberlandt begnügt sich aber nicht damit den Borsten von Mimosa pudica die Rolle von Stimulatoren zuzusprechen, sondern er möchte einige seiner Typen als echte Perzeptionsorgane aufgefaßt wissen, nämlich die Ausbildungsformen, bei denen die verholzte Borste auf einem parenchymatischen Postament steht oder wo gar in den spitzen Winkel zwischen Borste und Gelenkoberfläche ein Keil von Parenchymzellen eingeschoben ist.

Nun sind aber bei Mimosa pudica nach Haberlandts eigenen Angaben solche Borsten am häufigsten, die ohne Parenchympolster dem reizbaren Gewebe aufgesetzt sind, also nur die Bedeutung von Stimulatoren haben können. Haberlandts dritter Typus, wo ein Parenchymkeil zwischen Borste und Blattstiel eingefügt erscheint, ist mir nie zu Gesicht gekommen; in einem einzigen Fall, wo die Anordnung der Zellen ungefähr mit der Zeichnung Haberlandts übereinstimmte, waren die Zellen, die den Reiz perzipieren sollten, fast so dickwandig wie die Zellen der Borste; die Form 3 kann also kaum typisch sein. Der vierte Typus Haberlandts ist auf einen Blatteil beschränkt, der, wenn überhaupt, sehr reduzierte Reizbarkeit besitzt; aus der weitgehenden „Anpassung" der Struktur an eine angenommene Funktion auf das Vorhandensein dieser Funktion zu schließen, auch wenn das Experiment die Annahme nicht bestätigt, geht selbstverständlich nicht an. Als häufig vorkommende Form, die in der Struktur den Ansprüchen an ein „Sinneshaar" genügt, bleibt also nur der Typus 2: Borste auf einem parenchymatischen Sockel, wenn man dieses Postament zu der Borste rechnet. Denn daß der Sockel so reizbar ist wie das darunter liegende Gewebe, ist zwar nicht bewiesen, aber doch wahrscheinlicher als das Gegenteil.

Auch bei Biophytum sensitivum hat Haberlandt durch Biegen der Haare an der Blattspindel die Auslösung der Reizbewegung hervorrufen können. An träge reagierenden Warmhauspflanzen des Münchner Gartens konnte ich im Frühjahr, Sommer und Herbst durch rasches

Darüberstreichen mit einem dünnen Holzstäbchen sämtliche Haare eines Blattes vorwärts und rückwärts niederbiegen ohne eine Reizung zu erzielen, während ein Schlag auf die Spindel Erfolg hatte. Daß bei Biophytum eine Reizperzeption in den Epidermispolstern am Fuß der Haare nicht nachgewiesen ist, gibt Haberlandt selbst zu. Er weist selber auf die Möglichkeit hin, daß die Erschütterung, die durch das Zurückschnellen des Haares verursacht wird, die Reizung herbeiführen kann. Dieser Faktor kann nun sicher mit leichter Mühe ausgeschaltet werden, indem man das Haar nach dem Niederbiegen langsam in die ursprüngliche Lage zurückkehren läßt. Mir war der Versuch in der veränderten Form nicht möglich, weil die Pflanzen, wie bemerkt, durch Vermittlung der Haare sich auf keine Weise reizen ließen.

Haberlandt gibt jedenfalls der Annahme den Vorzug, die Zusammendrückung oder Zerrung der Epidermiszellen durch das Haar sei imstande Reizung hervorzurufen. Seine Argumentation beschränkt sich dabei auf den Hinweis, daß ähnliche anatomische Strukturen außer bei dem, wie er meint, in physiologischer Beziehung vollkommen klar liegenden Fall von Mimosa nicht beobachtet seien.

Aus den vorausgehenden anatomischen Schilderungen ist aber zu ersehen, daß einseitige Polster an Haaren in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen vorkommen und zwar bei Pflanzen, denen noch niemand eine analoge Reizbarkeit zugesprochen hat. Ganz unwesentlich, aber wegen der gegenteiligen Angabe Haberlandts doch nicht zu übergehen ist die Tatsache, daß auch in der mit Biophytum sehr nahe verwandten Gattung Oxalis die Bildung solcher Polster nicht fehlt (vgl. oben pag. 143)[1]. Die Vermutung, „daß der besprochene Bautypus in beiden Fällen (bei Mimosa und Biophytum) tatsächlich ein Ergebnis der Anpassung an die Reizperzeption ist", hätte also ihre Wahrscheinlichkeit auch dann vollkommen eingebüßt, wenn die Ähnlichkeit zwischen den beiderlei Haargebilden so groß wäre, wie Haberlandt es darstellt, indem er seinen Typus 3 von Mimosa zur Norm stempelt[2]. Wenn die Haare von Biophytum tatsächlich Sinnesorgane sein sollten, was erst zu beweisen ist, dann wäre damit doch nur eine weit verbreitete Struktur der spezifischen Funktion dienstbar gemacht.

Zusammenfassung.

Wo die Haarbedeckung auf Blättern nur kurze Zeit in Form einer zusammenhängenden Decke als Lichtschirm und Transpirationsschutz

1) Übrigens fehlt in der Gattung Oxalis auch die Stoßreizbarkeit nicht ganz.

2) Was auch darin zum Ausdruck kommt, daß der Typus 3 in der Physiol Pflanzenanatomie allein abgebildet ist.

fungiert, sind die Haare gewöhnlich auf die Teile beschränkt, die mit der Atmosphäre zuerst in Berührung kommen. Die Verteilung der Behaarung zeigt deshalb deutliche Beziehung zu der Knospenlage der Blätter, und andererseits ergibt sich hieraus eine ökologische Erklärung für die Tatsache, daß an Blättern, die im entfalteten Zustand nicht sehr reiche Trichombildung aufweisen, die Behaarung so häufig die Blattunterseite und hier wieder die Nerven bevorzugt.

Zu der Funktion des Licht- und Transpirationsschutzes ist ein Haarkleid bei nicht sehr bedeutender Dichtigkeit am ehesten dann befähigt, wenn die Haare der Oberfläche des tragenden Organs anliegen. An Blättern, die sich in der Knospe dicht decken, und an Achsenteilen, die von Blättern dicht umhüllt werden, ist die angedrückte Lage der Haare notwendige Bedingung dafür, daß diese sich frühzeitig zu ihrer vollen Länge entwickeln und so schon bei der Entfaltung der Knospen imstande sind ihre Funktionen auszuüben. Trichome, die von Anfang an vom tragenden Organ senkrecht abstehen, können nur in solchen Fällen auftreten, wo die betreffenden Teile des Vegetationskörpers sich frei entwickeln, nicht von anderen Teilen eng umschlossen sind.

Die primäre Orientierung der anliegenden Trichome ist an den Blättern meistens akroskop, an Stengelorganen häufig basiskop. Verschiedene Teile eines Sprosses tragen deshalb oft entgegengesetzt gerichtete Behaarung. Auch die beiden Seiten der Lamina können sich in der Orientierung der Haare unterscheiden. Wo verschiedene Trichomformen auf einer und derselben Epidermis vorkommen, können sie sich in der Richtung gegensätzlich verhalten. Sezernierende Trichome sind, wenn sie anliegen, immer akroskop. Die Richtung der Behaarung ist meistens streng fixiert; auffallende Inkonstanz der Orientierung kam bei Panicum plicatum zur Beobachtung.

Die in der Jugend angedrückten Deckhaare erfahren häufig nachträglich eine Aufrichtung, die wenige Winkelgrade betragen kann, durch die aber nicht selten die akroskope Orientierung in basiskope verkehrt wird. Ursprünglich basiskope Haare werden höchstens bis zur Vertikalstellung aufgerichtet. An Drüsenhaaren sind auffallende Lageänderungen nicht beobachtet worden.

Die Aufrichtung erfolgt bei toten, hygroskopischen Haaren durch Austrocknen und wird bei Befeuchtung rückgängig gemacht. Die lebenden Haare der Poaeoideen richten sich elastisch auf, sobald sie von dem Druck der umhüllenden Organe befreit werden.

In allen übrigen Fällen geschieht die Lageänderung der Haare durch Wachstumsvorgänge. Dabei kann das Haar sich selbsttätig auf-

richten, durch ungleichseitige Verteilung des Wachstums, das zur Zeit der Aufrichtung gewöhnlich auf die Basis beschränkt ist. Oder das Haar wird durch Wucherung der Nachbarzellen aufgestemmt; häufig ist die Epidermis allein aktiv, noch öfter beteiligt sich außerdem das Rindengewebe bzw. das Mesophyll, selten ist das Rindengewebe allein aktiv bei passivem Verhalten der Epidermis (borstenförmige Zellkörper von Mimosa und Calamus).

Die an den „Fühlhaaren" von Biophytum und an den „Fühlborsten" von Mimosa auftretenden Strukturen können nicht, wie Haberlandt will, als Anpassungen an die Funktion der Reizperzeption aufgefaßt werden, wegen der allgemeinen Verbreitung ganz analoger Eigentümlichkeiten bei Pflanzen, denen eine Berührungsreizbarkeit abgeht. Die Deutung, die in den Haaren von Biophytum Sinnesorgane sieht, hat damit viel von ihrer Wahrscheinlichkeit verloren, weil sie sich in erster Linie auf die Übereinstimmung der anatomischen Strukturen mit denen der Borsten von Mimosa stützt. Endlich ist sogar umgekehrt das Vorhandensein der Strukturen, die Biophytum mit vielen Pflanzen gemein hat, für die typischen Borsten von Mimosa pudica in Abrede zu stellen.

Für die Funktion der Haare, so weit sie keine zusammenhängende Decke bilden, ist von wesentlicher Bedeutung ihre Stellung zur Oberfläche des tragenden Organs. Flughaare, Klimmhaare, Fühl- und Brennhaare müssen wenigstens einigermaßen abstehen. Auch einen Schutz gegen aufkriechende Tiere vermögen nur abstehende Haare zu gewähren, und diese Funktion wird man sämtlichen Typen abstehender Haare zuerkennen müssen, die sich nicht unter die oben genannten Kategorien subsumieren lassen. Versuche mit tierischen Schädlingen verschiedener Größe haben ergeben, daß die Behaarung als Schutz nur gegenüber Blattläusen bzw. Tieren von ähnlicher Größe in Betracht kommt.

Die beschriebenen Stellungsänderungen, die immer in einer Aufrichtung vorher liegender Haare, nie in einer Niederlegung abstehender Haare bestehen, lassen sich auf diese Weise ökologisch deuten. Haare, die bei der Blattentfaltung weit auseinander gerückt werden, vermögen nicht mehr in derselben Weise zu funktionieren wie an der Knospe; sie gehen aber einen Funktionswechsel ein, wenn sie sich aufrichten. Vollständiger Funktionsverlust liegt vor, wenn locker stehende, nicht mineralisch inkrustierte Haare angedrückt bleiben. In manchen Fällen gewinnen die Haare wohl erst durch die Aufrichtung eine Funktion.

Über die Einwirkung von Äthyläther auf die Zuwachsbewegung.

Von H. Schroeder.

I. Einleitung

Die Literatur über die Einwirkung von Äther auf die Lebenserscheinungen pflanzlicher Organismen ist, seit zuerst 1847 F. W. Clemens[1]) über die Ätherisierung von Mimosa pudica berichtete, derart angeschwollen, daß ich mich im Folgenden auf die Aufzählung derjenigen Arbeiten beschränken muß, die in unmittelbarem Zusammenhang mit dem in der Überschrift genannten Thema stehen, d. h. also auf solche, in denen Versuche über die Einwirkung von Äther auf die Zuwachsbewegung und zwar während der Dauer der unmittelbaren Berührung mit dem Narkotikum mitgeteilt werden[2]).

Hierüber macht — soweit ich finden kann — die ersten Angaben Claude Bernard, der sowohl die vorübergehende Hemmung des Keimungsprozesses[3]) als die Sistierung der schon eingeleiteten Keimung[4]) — also des Wachstumes — beobachtete. Mit seinen Befunden scheinen sich im wesentlichen die Resultate Siragusas[5]) zu decken, der gleichfalls eine Verhinderung der Keimung ohne Verlust der Keimfähigkeit konstatierte und des weiteren angibt, daß das Wachstum ober- und unterirdischer Organe gelähmt werde. Die ersten exakten Messungen verdanken wir Elfving[6]). Er fand an Sporangienträgern von Phycomyces nitens, daß, wenn überhaupt eine Wirkung

---

1) Zitiert nach Rothert, Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. XXXIX (1904), pag. 3.

2) Die vorliegende Arbeit wurde ursprünglich in der Absicht unternommen, die Beeinflussung tropistischer Reizvorgänge durch Narkotika kennen zu lernen. Dabei erwies es sich als unumgängliche Vorbedingung die Einwirkung auf die Zuwachsbewegung genau zu analysieren und diese stellte sich als weniger einfach heraus, als es die vorliegende Literatur erwarten ließ. Ich habe darum vorderhand darauf verzichtet, die Untersuchung im beabsichtigten Umfange weiterzuführen und mich damit begnügt, lediglich die Resultate der Versuche über die Wirkung auf das Wachstum an dieser Stelle mitzuteilen.

3) Leçons sur les phénomènes de la vie, Tome I, pag. 269, 270. Paris 1878.

4) Ebenda, pag. 271.

5) F. P. C. Siragusa, L'anestesia nel regno vegetale. Palermo 1879. Zitiert nach einem Referat von Penzig in Just's Jahresbericht 1879, Bd. I, pag. 295.

6) Über die Einwirkung von Äther und Chloroform auf die Pflanzen. Öfersigt af Finska Vetensk. Soc. Förh., Bd. XXVIII.

eintrat, stets eine Verlangsamung bzw. Stillstand der Zuwachsbewegung sich ergab.

In den Mitteilungen Johannsens[1]) wird dann zuerst von einer „erregenden" Wirkung gesprochen, dabei aber hauptsächlich die Periode der Nachwirkung sowie die Beeinflussung von Ruhezuständen ins Auge gefaßt. Die Ätherperiode selbst betrachtet wieder Townsend[2]). Dieser fand für die Keimung bei geringen Gaben Beschleunigung, bei größeren Hemmung, dazwischen eine Dosis, die anscheinend wirkungslos war, wo also — wie er schließt — die beiderlei Wirkungen des Äthers, die erregende und die lähmende sich die Waage halten. Townsend hat endlich auch beobachtet, daß die unter dem Einfluß kleiner Äthergaben den normal behandelten Kontrollpflanzen vorausgeeilten Keimlinge späterhin von diesen eingeholt, ja überholt wurden, daß also die anfängliche Beschleunigung mit der Zeit in eine Hemmung umschlägt. Das Wachstum von Wurzeln und Blättern nach der Keimung findet er durchweg verzögert. Ganz neuerdings gibt endlich Burgerstein[3]) an, daß „durch eine geringe der Luft zugesetzte Äthermenge das Längenwachstum des Hypokotyls beschleunigt, durch eine größere dagegen verzögert werde".

II. Experimenteller Teil.

Eigene Versuche klärten mich nun dahin auf, daß die vereinzelt schon von Townsend bemerkte Tatsache einer anfänglichen Beschleunigung der Zuwachsbewegung mit daran anschließender Verzögerung als der allgemeine Ausdruck für die Wirkung des Äthers auf das Wachstum angesehen werden muß. Auch für stärkere Dosen läßt sich diese temporäre Zunahme der Zuwachsgeschwindigkeit leicht dartun, sofern nur genügend kurze Beobachtungsintervalle gewählt werden, wie die im folgenden mitgeteilten Versuche ohne weiteres ergeben.

Zur Methodik bemerke ich. Die Messung der Geschwindigkeit der Zuwachsbewegung erfolgte mit dem Horizontal-Mikroskop, und ist der stündliche Zuwachs in Teilstrichen der Skala mitgeteilt, von denen bei der gewählten Anordnung 22 auf 1 mm gehen. Die Objekte — Keimlinge von Avena[4]) — befanden sich in kleinen Glaszylindern,

1) Z. B.: Das Ätherverfahren beim Frühtreiben. Jena, I. Auflage 1900; II. Auflage 1906.

2) Annals of Botany, Vol. XI (1897), pag. 509 und Botanical Gazette, Vol. XXVII (1899), pag. 458.

3) Verhandlungen der K. K. Zoolog.-botan. Gesellschaft zu Wien, Jahrgang 1906, pag. 243.

4) Großer, weißer von Lugowo.

die 3 ccm Wasser bzw. Ätherwasser der jeweils angegebenen Konzentration enthielten, wobei ein Luftraum von ca. 100 ccm blieb. Fixiert wurden sie mittels einer durch das Endosperm geführten Nadel, die in einer mit Blei beschwerten Korkplatte steckte. Um jegliche Verschiebung unmöglich zu machen, wurde noch eine Pinzette von geeigneter Länge zwischen diese Korkscheibe und den Verschlußkorken geklemmt. Letzterer war zur Verhütung einer Ätherabsorption mit Stanniol unterlegt. Temperaturschwankungen wurden dadurch ausgeschlossen, daß die Zylinder in einen Wasserthermostaten nach Ostwald mit empfindlichem Regulator versenkt wurden, dessen Temperatur 20,4 ° C bis auf $^{1}/_{10}$ ° konstant blieb. Der ganze Apparat wurde auf einem an den sehr soliden Mauern der Dunkelkammer des hiesigen Institutes befestigten Wandtisch aufgebaut und nur zu den Ablesungen Licht angezündet.

Die geschälten Samen wurden durchgängig 48 Stunden bei Zimmertemperatur geweicht, danach 24—36 Stunden in Sägemehl bei ca. 20 ° C (Warmhaus) vorgekeimt, dann längere Zeit, in der Regel 16 Stunden, in dem Apparat belassen, ehe mit den Messungen begonnen wurde. Es wurde alsdann zunächst der Zuwachs unter normalen Bedingungen festgestellt, darauf der in der Ätherperiode usw., so daß jeder der im folgenden mitgeteilten Versuche mit ein und derselben Pflanze durchgeführt ist.

Versuch 1.

Gabe: 0,25 % (Vol.) Ätherwasser.

I. Normal	II. 0,25 % Äther	III. Normal	IV. 0,25 % Äther	V. Normal
10,5	13,5	12,5	15,0	4,5
8,0	27	3,0	16,0	4,5
10,5	20	10,0	—	—
—	nach 13½ St.	6,5	—	—
—	17	—	—	—
—	17 [1])	—	—	—

Also eine ganz unzweifelhafte Beschleunigung der Zuwachsbewegung.

Versuch 2.

Gabe: 0,5 % Ätherwasser.

I. Normal	II. 0,5 % Äther	III. Normal
13,0	27,0	20,0
12,0	18,0	10,0
—	27,0	—
—	24,0	—

1) Beim Öffnen ganz schwacher Äthergeruch.

Versuch 3.

Gabe: 1 % Ätherwasser.

I. Normal	II. 1 % Äther	III. Normal
16,0	32,0	14,0
18,0	21,0	3,0
—	20,5	—
—	11,0	—

Sehr starke aber nur transitorische Beschleunigung.

Versuch 4.

Gabe: 2 % Ätherwasser.

I. Normal	II. 2 % Äther	III. Normal
7,0	17,5	13,0
8,0	20,5	7,5
11,0	13,0	6,0

Nach 12 Stunden: 16,0; 17,0; 20,0.

Versuch 5.

Gabe: 5 % Ätherwasser.

I. Normal	II. 5 % Äther	III. Normal
27,0	37,0	Es wurde, nachdem innerhalb 1 Stunde nach Entfernung des Äthers ein Zuwachs nicht festzustellen war, versehentlich die Gasflamme unter dem Thermostaten abgestellt, so daß im Laufe der Nacht eine starke Abkühlung eintrat.
21,0	6,5	Am nächsten Tage betrug der stündliche Zuwachs 8—10 Teilstriche.
	6,0	
	2,0	
	— 1	

Versuch 6.

Gabe: 5 % Ätherwasser.

I. Normal	II. 5 % Äther	III. Normal
18,0	24,0	0
18,0	2,0	0
	8,0	0
	0,5	0
	4,5	Über Nacht (12 Stdn.) 26 = 2,2 pro Stunde
		1,0
		4,0
		Die Plumula war inzwischen durchgebrochen und ihr Zuwachs betrug in den beiden letzten Stunden: 2,0, 7,0.

Es stellt also die Koleoptile nach dem Durchbruch der Plumula ihr Wachstum nicht sofort ein.

Demnach bei 5 % Ätherwasser eine ganz kurze Beschleunigung, der eine lang andauernde Hemmung bzw. Stillstand folgt.

Versuch 7.

Gabe: 6 % Ätherwasser.

I. Normal	II. 6 % Äther	III. Normal
17,0	4,5 [1] } 10,0	0
17,0	5,5 [1] }	2,0
	0	4,0
	1,0	7,0
		4,5
		Nach 12 Stunden:
		7,0
		10,0

Versuch 8.

Gabe: 7 % Ätherwasser.

I. Normal	II. 7 % Äther	III. Normal
14,0	8,0 [1] } 10,0	0
12,0	2,0 [1] }	Nach 24 Stunden:
	0	9,0

Versuch 9.

Gabe: 8 % Ätherwasser.

I. Normal	8 % Äther
13,0 6,0 11,0	Es trat sofortiger Stillstand des Wachstums ein bzw. erfolgte eine kleine Verkürzung — wohl Aufheben des Turgors. Nach 3 Stunden wurde der Äther entfernt, Erholung konnte aber nicht mehr beobachtet werden. Nach 2 Tagen war die Pflanze welk und abgestorben.

Die Versuche ergeben ganz übereinstimmend für Dosen von 1 % bis 5 % Ätherwasser eine anfängliche mehr oder minder starke Beschleunigung der Zuwachsbewegung, der eine Verzögerung bis unter die normale Größe folgt. Der Abfall tritt um so rascher ein, je größer die gebotene Äthergabe war. Es konnte auf diese Weise ein vollkommener Wachstumsstillstand mit späterer Erholung erzielt werden und betrug die Dauer der Sistierung bis zu 4 Stunden. Für kürzere Intervalle hat schon Elfving[2]) bei Sporangienträgern von Phycomyces nitens einen transitorischen Wachstumsstillstand festgestellt.

Bei 6 % und 7 % Ätherwasser tritt der Abfall sofort ein. Doch war sogar bei 7 %, sofern nur die erste halbe Stunde der Ätherperiode berücksichtigt wird, eine wenn auch geringe Beschleunigung meßbar; bei 6 % auch dann schon eine Verzögerung.

8 % Ätherwasser endlich führten augenblicklich den Tod herbei.

1) Zuwachs in der halben Stunde.

2) l. c.

Nur bei den kleinsten Dosen konnte eine der Erregung folgende Hemmung nicht gemessen werden, hier mußte die Entscheidung durch länger fortgesetzte Versuche getroffen werden. Bei diesen bietet das sichere Abschließen, zumal bei schwankender Temperatur erhebliche Schwierigkeiten, die nach meiner Meinung auch Burgerstein nicht vollkommen überwunden hat.

Meine ersten Versuche litten, besonders bei schwächeren Gaben, darunter. Immerhin lehrten dieselben, daß 1 % und 1/2 % Ätherwasser bei länger fortgesetzten Versuchen eine Abnahme des Gesamtzuwachses bewirken. Denn 48 Stunden geweichte und dann 3 Tage in Ätheratmosphäre gehaltene Keimlinge von Avena sativa erreichten bei 1 % Ätherwasser eine Durchschnittslänge von 1,35 cm (Mittel aus 30 Pflanzen), bei 1/2 % Ätherwasser 3,425 cm (20 Pflanzen), während bei geringeren Dosen sowie der ätherfreien Kontrolle die in der gleichen Zeit erreichte Gesamtlänge 5,55—6,34 cm betrug.

Bei den folgenden Versuchen weichte ich die Keimlinge jeweils 48 Stunden und ließ sie darauf 2—4 Tage in Sägemehl keimen, bis die Koleoptile eine Länge von 2 1/2—3 cm erreicht hatte. Alsdann wurden von je 10 Stück Wurzel, Korn und die Stengelbasis mit Filtrierpapier umwickelt und in hohe Standzylinder versenkt unter Zugabe von 50 ccm Wasser bzw. Ätherwasser, so daß die Wurzeln und Teile des Kornes eintauchten, der Keimling aber sich in der Luft bzw. dem feuchten Papier befand. Auch hierbei diente mit Stanniol unterlegter Kork als Abschluß. Die Ätherlösungen wurden in der Regel zweimal, mindestens aber einmal täglich erneuert. Die Messungen erfolgten gleichfalls täglich und wurden mit einem Maßstabe vorgenommen[1]). Die Resultate ergeben die folgenden Tabellen:

(Tabellen siehe nächste Seite.)

Durch Umrahmung der Zahlen soll darauf hingewiesen werden, daß die Zuwachsgeschwindigkeit in dem betreffenden Intervall eine größere war, als die der ätherfreien Kontrollpflanzen. Um gleichzeitig ein Bild über die Größe der individuellen Schwankungen zu erhalten, wurden von jeder Konzentration jeweils zwei Zylinder (jeder mit zehn Keimlingen) aufgestellt. Die mitgeteilten Zahlen sind die Durchschnittswerte aus beiden Serien; erfolgte der Ausschlag derart, daß die Zuwachsgeschwindigkeit der einen Reihe über, die der anderen unter der Norm lag, so ist die betreffende Angabe durch einen * gekennzeichnet.

---

1) Es wurde jeweils die Strecke von dem Korn bis zur Spitze der Koleoptile bzw. später des ersten Laubblattes gemessen und daraus der Zuwachs berechnet.

Tabelle I.

Durchschnittliche Zuwachsgröße in Zentimeter innerhalb 24 Stunden in aufeinanderfolgenden Tagen.

Ätherdosis	0	1/2		1/4		1/10	1/50 % (Vol.)
1. Tag	1,03	0,92		1,06 *		1,12	1,23
2. Tag	2,38	1,54		2,00		2,29 *	2,33 *
3. Tag	1,88	0,90		1,45		1,57	1,97 *
4. Tag	1,50	0,60		0,99		1,44	1,47 *
5. Tag	1,06	0,31		0,80		0,91	1,16
6. Tag	1,58	0,57		1,23		1,38	1,57 *
7. Tag	0,65	0,66 [1]	0,51	0,85 [1]	0,85	0,54	0,77
8. Tag	0,27	1,02	0,32	0,69	0,45	0,36	0,24
9. Tag	0,02	0,23	0,23	0,26	0,14	0,05	0,09
10. Tag	—	0,08	0,09	—	0,08	—	—
Anfangslänge	2,62	2,71	2,45	2,65	2,59	2,71	2,72
Endlänge	12,97	9,58	8,50	11,92	11,64	12,35	13,57
Gesamtzuwachs	10,35	6,87	6,05	9,27	9,05	9,64	10,85

[1]) Die entsprechenden Vertikalreihen von da ab in reinem Wasser.

Setzt man — wie dies in der folgenden Tabelle geschehen ist — die Zuwachsgröße der Kontrollpflanzen gleich 100, so erhält man ein noch anschaulicheres Bild der Ätherwirkung.

Tabelle II.

Ätherdosis	0	1/2	1/4	1/10	1/50 %
1. Tag	100	89,32	102,9*	108,7	119,4
2. Tag	100	64,71	84,03	96,22*	97,90*
3. Tag	100	47,86	77,13	83,51	104,7*
4. Tag	100	40,00	66,00	96,00	98,60*
5. Tag	100	29,25	75,30	85,85	109,4
6. Tag	100	36,08	77,85	87,34	99,37*
7. Tag	100	90,77	124,9	83,07	118,5

Das Zeichen * hat die gleiche Bedeutung wie bei der vorausgehenden Tabelle.

Vor allem lassen die mitgeteilten Zahlen die für meine Auffassung des Äthereingriffes bedeutungsvolle Tatsache erkennen, daß auch bei Gaben von $^1/_4$ und $^1/_{10}$ Vol % Ätherwasser die anfängliche Beschleunigung sich in eine Hemmung verwandelt, sofern nur die Versuchs-

dauer genügend ausgedehnt wird. Wenn man also sich mit nur einer Messung begnügt, so hängt das Resultat auch hier offensichtlich nicht nur von der verabreichten Ätherdosis, sondern auch von der Dauer der Einwirkung ab und man wird für ein und dieselbe Dosis bei kurzem Intervall Erregung, bei längerem Hemmung finden müssen; dazwischen einen Zeitpunkt anscheinender Wirkungslosigkeit, an dem die ursprüngliche Beschleunigung und die darauffolgende Verzögerung sich die Wage halten. In diesem Sinne dürfte auch die zitierte[1]) Angabe Townsends von einer Konzentration, bei der sich beiderlei Wirkungen, die erregende und die hemmende, aufheben, zu deuten sein. Sie äußern sich also nicht gleichzeitig, sondern sukzessive. Auf die Vernachlässigung des Zeitfaktors wird auch manche Unstimmigkeit in der Literatur zurückzuführen sein.

Des weiteren ergibt sich mit großer Schärfe die Tatsache, daß die schädigende Wirkung des Äthers eine progressive — mit der Zeitdauer der Berührung zunehmende — ist. Denn die Zuwachsgröße fiel z. B. bei $^1/_2$ % Ätherwasser von 89,32 % der Norm, am ersten Tage, sukzessive auf 29,25 % am fünften und ein ähnlicher allmählicher Abfall zeigte sich, wenn auch schwächer bei Gaben von $^1/_4$ und $^1/_{10}$ % Äther. Der anfänglichen Beschleunigung folgt bei $^1/_{10}$ % die Hemmung derart langsam, daß am ersten Tage sich eine größere Zuwachsgeschwindigkeit ergibt als bei den ätherfreien Pflanzen; selbst am zweiten Tage bleiben bei dieser Dosierung die Keimlinge nicht oder nur unbedeutend hinter den Kontrollpflanzen zurück, denn eine Serie zeigt sogar noch eine größere Zuwachsgeschwindigkeit als der Durchschnitt der letzteren, und erst am dritten Tage ist die Verlangsamung evident. Ganz in Übereinstimmung damit ist bei $^1/_4$ % Ätherwasser am Ende des ersten Tages kaum eine Wirkung erkennbar — unbedeutende Beschleunigung, dabei der Zuwachs der einen Serie größer, der der anderen kleiner als normal — dann setzt hier schon am zweiten Tage der Abfall ein, der naturgemäß einen höheren Betrag erreicht, als der bei $^1/_{10}$ % Ätherwasser gefundene. Bei $^1/_{50}$ % endlich ist die Zuwachsgeschwindigkeit bald größer, bald geringer als die der Norm, und außerdem schlagen die Einzelserien häufig nach verschiedenen Seiten aus, ohne daß irgend eine Gesetzmäßigkeit darin zu erkennen wäre. Man wird mithin annehmen dürfen, daß unter den gegebenen Bedingungen (absolute Giftmenge, Temperatur usw.) diese Gabe keinerlei Einwirkung mehr äußert.

---

1) Seite 157.

Vom fünften und sechsten Tage ab lassen die Resultate an Einheitlichkeit zu wünschen übrig, was auf den Einfluß der großen Wachstumsperiode zurückgeführt werden muß. Das Blattwachstum der normalen Pflanzen klang allmählich aus und die durch den Äther zurückgehaltenen folgten dem nicht ganz gleichmäßig. Ein Blick auf Tabelle I lehrt aber, daß dieser Rückgang bei allen Pflanzen doch annähernd zu der gleichen Zeit eintrat, nämlich ungefähr am siebenten Beobachtungstage, ohne Rücksicht auf die bis dahin erreichte Blattgröße, so daß die ausgewachsenen Blätter, wie die Zahlen der vorletzten Horizontalreihe der gleichen Tabelle beweisen, bei den lähmenden Ätherdosen ($^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_{10}$ %) kürzer blieben als die normalen. Es trat also nicht etwa ein Ausgleich in dem Sinne ein, daß die ätherisierten Objekte wohl langsamer wuchsen, aber ihr Wachstum über einen längeren Zeitraum ausdehnten als die nicht ätherisierten. Auch Entfernen des Äthers nach 6 Tagen änderte daran nichts mehr; es war somit eine, wenn auch unbedeutende formative Beeinflussung unzweifelhaft vorhanden.

Ich habe die mitgeteilten Versuche noch weiter fortgeführt und die Zuwachsgeschwindigkeit auch des zweiten Laubblattes gemessen, doch sind die Resultate nicht mehr ohne weiteres miteinander vergleichbar. Es machte sich der Einfluß der großen Wachstumsperiode in noch höherem Maße fühlbar als vorher, zumal da auch der Entwicklungszustand der einzelnen Versuchsreihen infolge der vorausgegangenen Behandlung ein ungleicher war. Bei Abschluß der Versuche nach insgesamt 13 Tagen hatten die zweiten Blätter die folgende Länge:

Äthergabe	0	$^1/_2$		$^1/_4$		$^1/_{10}$		$^1/_{50}$	
	14,45 cm	6,00 1)	9,77 2)	10,72	11,28 2)	12,95	11,91 1)	14,96	15,42 1)

1) Vom 9. Tage an ohne Äther. — 2) Vom 6. Tage an ohne Äther.

Gegen obige Versuchsanstellung ließe sich möglicherweise ein Einwand erheben. Bekanntlich verteilt sich ein gelöster Körper zwischen zwei Lösungsmittel derart, daß die räumlichen Konzentrationen desselben in diesen beiden Lösungsmitteln nach Eintritt des Gleichgewichts in einem bestimmten Verhältnis stehen, das als Teilungskoëffizient bezeichnet wird[1]). Entsprechend wird sich auch der Äther zwischen dem Wasser und den Zellen des Keimlings verteilen[2]), wobei wir von den Komplikationen, die durch strukturelle und chemische Differenzen

1) Vgl. z. B. Nernst, Theoretische Chemie, IV. Auflage, pag. 482.

2) Siehe Overton, Studien über die Narkose, Jena 1901.

hervorgerufen werden für unsere Betrachtungen absehen wollen. Es wird dabei unter allen Umständen eine Abnahme der Konzentration der wässerigen Lösung eintreten müssen, die aber, sofern die Masse der eingebrachten Organismen im Vergleich zur Ätherwassermenge sehr gering ist, nur einen minimalen Betrag erreicht und vernachlässigt werden kann. Aber auch nur dann, und es fragt sich, ob diese Voraussetzung bei den besprochenen Versuchen erfüllt ist; anderenfalls wird der Verteilungszustand, der den zugesetzten Ätherwasserkonzentrationen entspricht, erst nach mehrmaligem Erneuern der Lösung erreicht werden können und die beobachtete progressive Wirkung wäre nur eine scheinbare, während in Wahrheit die Zuwachsbewegung der jeweils vorhandenen Ätherkonzentration entspräche.

Schien mir auch eine derartige Deutung nicht eben wahrscheinlich, so wollte ich doch nicht versäumen, ihre eventuelle Berechtigung durch einen Versuch zu prüfen. Ich wiederholte darum die Dauerversuche bei gleicher Vorbehandlung der Objekte und möglichst identischen Außenbedingungen[1]), mit dem Unterschied, daß anstatt 50 ccm Ätherwasser jedesmal 250 ccm, also das fünffache, geboten wurden. Nachfolgend die Resultate:

Tabelle III.

Durchschnittszuwachs in Zentimeter für die 24stündige Periode.

Ätherdosis	0	1/2	1/10	1/30 Vol. %
1. Tag	0,710	0,625	0,930	0,865
2. Tag	1,122	0,750	1,075	1,085
3. Tag	1,128	0,605	1,395	1,075
4. Tag	1,060	0,403	0,822	0,885
5. Tag	1,050	0,367	1,000	0,965
6 Tag	0,924	0,292	0,691	0,741
7. Tag	0,844	abgebrochen	0,899	0,782
Endlänge	9,69	5,842	9,532	9,173
Anfangslänge	2,85	2,80	2,64	2,775
Gesamtzuwachs	6,84	3,042	6,892	6,398

1) Die Temperatur war der Jahreszeit entsprechend niedriger als bei den früheren Versuchen.

Tabelle IV.

Relativer Zuwachs für die 24stündige Periode.

Der Zuwachs der Kontrollpflanzen gleich 100 gesetzt.

Ätherdosis	0	$1/2$	$1/10$	$1/30$ Vol. %
1. Tag	100	88,03	131,00	121,83
2. Tag	100	66,84	95,81	96,70
3. Tag	100	54,63	123,67	95,30
4. Tag	100	38,02	77,56	83,49
5. Tag	100	34,95	95,22	91,90
6. Tag	100	31,62	74,78	80,02
7. Tag	100	—	106,28	92,65

Es zeigt sich also, daß der oben skizzierte Einwand nicht zutrifft. Obwohl die fünffache absolute Giftmenge vorhanden war, ist die Wirkung genau ebenso eine progressive wie bei den früheren Versuchen. Speziell die Reihe mit $1/2$ % Ätherwasser stimmt über Erwarten gut mit der entsprechenden Serie der Tabelle III überein. Auch bei $1/30$ % ist die zunehmende Verzögerung deutlich ausgesprochen, sie ist gleicherweise bei $1/10$ % erkennbar, doch kommen bei dieser Konzentration einige Unregelmäßigkeiten vor, deren Ursache mir unbekannt ist. Bezüglich der Ergebnisse des siebenten Beobachtungstages ist das oben (Seite 164) über den Einfluß der großen Wachstumskurve gesagte zu berücksichtigen.

Man könnte noch an eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die mit der Zeit fortschreitende Hemmung denken, wenn man die Annahme machen wollte, daß der Äther nur langsam, gleichviel auf welchem Wege, und infolge welcher Widerstände[1]) zu den Zellen speziell der Streckungszone gelangt. Die beobachtete Wirkung wäre dann nur scheinbar eine zeitlich progressive, in Wahrheit entspräche die Geschwindigkeit der Zuwachsbewegung durchaus den jeweils in dem Innern der Zellen vorhandenen Giftkonzentrationen. Ich glaube aber nicht, daß man unter dieser Voraussetzung eine befriedigende Erklärung meiner Re-

1) Ich verzichte darauf, diese das Eindringen möglicherweise erschwerenden Momente im einzelnen anzuführen (Kutikula, Aufnahme lediglich von Seiten der Wurzel und nur langsames Emporsteigen usw.) und füge nur bei, daß nach Overton die Hautschicht des Protoplasten den Äther derart rasch passieren läßt, daß Plasmolyse durch Ätherlösungen nicht veranlaßt werden kann. Dem Plasma selbst darf also dabei eine Anteilnahme nicht zugeschrieben werden.

sultate zu geben vermag. Denn es trat bei allen Dosierungen von $^1/_2$ bis zu 5 % Ätherwasser die stimulierende Wirkung unmittelbar nach der Applikation, also innerhalb der ersten Stunde, in vollem Umfange zutage, ebenso bei 8 % sofort die Hemmung; nur bei $^1/_4$ % stand in einem Falle die Erregung in der ersten Stunde nicht auf der gleichen Höhe wie in der zweiten. Dann blieb sie aber gerade bei dieser Gabe für volle 17 Stunden nahezu von der gleichen Größe. Wurde der Äther entfernt, so klang die Erregung sofort aus, nicht dagegen die Lähmung, war letztere eingetreten, so bedurfte es einer oft recht erheblichen Erholungsperiode bis wieder normales Wachstum stattfand. Bei den über längere Perioden ausgedehnten Versuchen endlich nimmt z. B. für $^1/_2$ % Ätherwasser die Hemmung immer steigend, volle 5 und 6 Tage lang, zu. Alle diese Tatsachen sprechen für ein baldiges Erreichen des Gleichgewichtszustandes und es scheint demnach unzulässig, die gefundene progressive Wirkung auf ein langsames Ansteigen der Ätherkonzentration im Innern der Gewebezellen zurückzuführen.

Überblickt man die Versuche in ihrer Gesamtheit, so ergibt sich für alle Dosen, die überhaupt eine nachhaltige Wirkung äußern, zunächst eine mehr oder minder starke Beschleunigung der Zuwachsbewegung, der aber dann bei größeren Gaben früher, bei schwächeren später, eine Verlangsamung bis unter das normale Maß folgt, so daß das Endergebnis durchweg eine Hemmung sein wird, die aber oft erst nach sehr langer Einwirkungsdauer meßbar ist. Nicht ausgeschlossen erscheint es vielleicht, daß bei ganz geringen Gaben nur eine kurze chokartige Beschleunigung eintritt, der lediglich ein Rückgang zur Norm ohne weiteres Absinken folgt. Doch ist ein derartiges Verhalten nicht experimentell festgestellt. Ganz starke Dosen schädigen natürlich so rasch, daß eine eventuelle Erregung nicht mehr nachweisbar wird und extrem schwache Dosen zeigten innerhalb der üblichen Beobachtungszeiten keinerlei Wirkung.

Das Gesagte gilt streng genommen nur für das vorliegende Objekt, doch glaube ich, allerdings bei Beschränkung auf die Beeinflussung der Zuwachsbewegung, die Verallgemeinerung im obigen Sinne wagen zu dürfen, obwohl die Resultate an Blättern — also Organen von begrenztem Wachstum gewonnen — wurden.

III. Folgerungen und Ausblicke.

Über die naheliegende Frage, ob die mitgeteilte Gesetzmäßigkeit auch für die Beeinflussung anderer Lebenserscheinungen pflanzlicher

Organismen durch Äther gelten, vermag ich aus der vorliegenden Literatur nur wenig Positives zu entnehmen.

Kosinski[1]) fand, wie später ich[2]) selbst, daß die Menge der durch die Atmungstätigkeit von Aspergillus niger gebildeten Kohlensäure unter dem Einfluß stärkerer Äthergaben mit der Zeit progressiv abnimmt, dagegen ist aus seinen für geringe stimmulierende Dosen mitgeteilten Zahlen eine Abnahme der gefundenen Erregung nicht zu konstatieren. Ausgeschlossen ist natürlich nicht, daß bei längerer Versuchsdauer dieses Absinken doch noch in Erscheinung getreten wäre.

Von einer erregenden Wirkung des Äthers (und Chloroforms) auf die Kohlensäure-Assimilation berichtet eine Dissertation von W. Kegel[3]). Dieser gibt an, daß Konzentrationen von beiläufig 5,5—10 %[4]) (Vol.) Ätherwasser den aus der Schnittfläche eines belichteten Elodeasprosses austretenden Blasenstrom für einige wenige Minuten ungemein beschleunigen, wogegen geringere Gaben lediglich eine Verlangsamung eventuell Sistierung zur Folge hatten. Ganz schwache Dosen waren auch hier unwirksam. Kegel erblickt darin den äußeren Ausdruck einer entsprechenden Verschiebung der Assimilationstätigkeit, nimmt also den Blasenstrom als unmittelbares Maß der Kohlensäurezerlegung, trotz der Verschiedenheit des umgebenden Mediums — Wasser und halb bis nahezu ganz gesättigte wässerige Ätherlösung. Wäre seine Annahme zutreffend, so widersprächen seine Befunde, obwohl auf eine differente Partialfunktion sich beziehend, meinen obigen Folgerungen. Denn nach diesen dürften niemals allein die starken Dosen erregen und danach erst lähmen, die schwachen aber ausschließlich und vom ersten Augenblicke an eine verzögernde Wirkung äußern. Im Gegenteil müßte bei letzteren die stimulierende Wirkung, wenn auch vielleicht weniger intensiv, so doch länger andauernd sein als bei ersteren. Es schien mir darum von allem Anfange an wahrscheinlich, daß die von Kegel beschriebene Beschleunigung des Blasen-

1) Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. XXXVII (1902), pag. 137.

2) Ebenda, Bd. XLIV (1907), pag. 409.

3) „Über den Einfluß von Chloroform und Äther auf die Assimilation von Elodea Canadensis“. Dissertation. Göttingen 1905.

4) Kegel teilt seine Dosen in Gewichtsprozenten mit; sie sind hier, um die Einheitlichkeit der Angaben in der vorliegenden Abhandlung zu wahren, in Volum-Prozente umgerechnet.

stromes durch kräftigere Ätherdosen[1]) physikalisch-chemisch gedeutet werden müsse. Ein Passus in der Arbeit von Kegel ist durchaus geeignet diese Annahme zu bestärken; es heißt daselbst[2]): „Die höheren Konzentrationen (0,7—0,6 % Chloroform, 7—6 % Äther[3]) bewirken nach pag. 44 sehr schnell eine völlige Desorganisation der Zelle. Trotzdem ließ sich die beschleunigte Blasenausscheidung in einigen näher untersuchten Fällen noch mehrere Minuten beobachten, nachdem die mikroskopische Untersuchung schon sichere Anzeichen für die völlige Abtötung der Chlorophyllkörner ergeben hatte usw.“

Einige von mir in der gedachten Hinsicht angestellte Versuche mögen dartun, daß meine Annahme, es handele sich im vorliegenden Falle um ein physikalisches Geschehen, zutrifft.

Zunächst beobachtete ich einen 3—4 Minuten andauernden lebhaften Blasenstrom in 8 Vol % Ätherbarytwasser, bei einem Sproß, der unmittelbar vorher in Barytwasser der gleichen Konzentration aber ohne Äther keine Gasausscheidung mehr gezeigt hatte. Im Hinblick auf die jüngst von Nathansohn[4]) gefundene physiologische Kohlensäurespeicherung bei Elodea erscheint der Versuch nunmehr nicht mehr völlig einwandfrei. Ich stellte darum noch folgendes fest:

1. Die Steigerung des Blasenstromes tritt auch in reinem Äther ein.

Ein Sproß mit ca. zehn entfalteten Wirteln stieß im Wasser 34 Gasblasen pro Minute aus; nach Übertragung in reinen Äther begann nach 25 Sekunden ein ungemein lebhafter Strom unzählbarer Blasen. Dieselben wurden mit weit größerer Kraft herausgeschleudert als im Wasser und stiegen infolgedessen auch trotz des leichteren Mediums sehr viel rascher zur Oberfläche als vorher. Nach $2^1/_2$ Minuten nahm die Geschwindigkeit sichtbar ab, nach 3 Minuten waren es noch 66 pro Minute, nach 5 Minuten 30; nach 6 Minuten 20, nach 8 Minuten 6, nach 10 Minuten gleichfalls 6 und nach 12 Minuten versiegte der Strom definitiv. Ein weiterer Versuch ergab ein durchaus übereinstimmendes Resultat.

2. Brachte ich einen Sproß in eine 1 %ige Lösung von Cyankalium, so wurde die Gasausscheidung sofort unterbrochen, wurde er

1) Die folgenden Ausführungen beziehen sich zunächst nur auf die Ätherversuche Kegels, doch dürften für seine Resultate mit Chloroformwasser die gleichen Erwägungen gelten.

2) l. c. pag. 51, 52.

3) Gewichtsprozente entsprechend 10—8,5 Volum-Prozent Äther.

4) Berichte über die Verhandl. der Königl. Sächs. Akademie der Wissenschaften zu Leipzig, Mathem.-Physische Klasse, Bd. LIX (1907), pag. 211.

dann nach 15 Minuten in 10 % Ätherwasser übergeführt, so trat nach rund 1 Minute eine überaus lebhafte Gasausscheidung auf, die etwa 5 Minuten langsam abnehmend anhielt, um dann sehr rasch in etwa 2 Minuten zu verlöschen. Der gleiche Erfolg konnte auch nach 25 Minuten langem Verweilen in der Cyankaliumlösung verzeichnet werden.

3. Betrachtet man ein abgetrenntes Blatt eines lebhaft assimilierenden Elodeasprosses unter dem Mikroskop in Wasser, so bemerkt man eine große Anzahl parallel gerichteter dunkler Längsstreifen, die die lufterfüllten Interzellularen markieren. Setzt man Äther zu, so entweicht die Luft in Blasen aus der Wundfläche und wird durch Flüssigkeit ersetzt. Die dunklen Längsstreifen verschwinden — abgesehen von einzelnen abgeschnürten Inseln — und das ganze Blatt wird durchscheinend. In vielen Fällen kann man das Nachrücken der Flüssigkeit hinter dem austretenden Luftfaden direkt beobachten. Damit stimmt auch die Tatsache überein, daß die Sprosse nach der Ätherbehandlung, in reinem Wasser zu Boden sinken, während sie vorher zur Oberfläche emporstiegen.

Der beschleunigte Blasenstrom ist mithin nicht der Ausdruck einer gesteigerten Assimilationstätigkeit, sondern wird im wesentlichen durch Austreiben der Gase aus den Interzellularen zu erklären sein. Es handelt sich also um einen physikalisch-chemischen und nicht um einen physiologischen Prozeß. Wie der Vorgang sich im einzelnen abspielt, gehört nicht hierher. Gesättigtes Ätherwasser wird dabei prinzipiell genau in der gleichen Weise wirken wie der reine Äther, da nach Ostwald für gesättigte Lösungen das Verhältnis der Löslichkeiten und der Teilungskoëffizient identisch werden müssen[1]). Bei weiterem Verdünnen der Lösungen wird schließlich der Punkt erreicht an dem der physikalische Faktor zurück und nur noch die physiologische Hemmung der Assimilation in die Erscheinung tritt[2]). Es dürfte somit aus den Befunden Kegels ein Einwand gegen meine Folgerungen nicht herzuleiten sein.

---

1) Lehrbuch der allgemeinen Chemie, II. Auflage, Bd. I, (1891), pag. 811.

2) Es ließen sich diese Erörterungen, die zeigen wie wenig geeignet diese Methode für das Studium der Assimilationserregung unter diesen Umständen ist, noch weiter ausdehnen. Einmal wird auch der Partialdruck des an dem Blasenrande verdunstenden Äthers dazu beitragen den Gasdruck in den Interzellularen zu erhöhen und dadurch wirken. Ferner könnte man sich fragen, ob der Äther erst nach dem Tode der Zellen (Schließzellen der Spaltöffnungen?) den Weg in die

Bei Mikroorganismen fand Rothert[1]) neben einer lediglich durch die Konzentration des Äther- oder Chloroformwassers bedingten Anästhese (Empfindungslosigkeit für äußere Reize), für einige Formen eine ausgesprochen progressive Lähmung des Bewegungsvermögens, kommt also auch seinerseits zu dem Schlusse, daß in letzterem Falle die Wirkung nicht von der Konzentration des Narkotikums allein abhänge, sondern daß auch die Einwirkungsdauer zu berücksichtigen sei. Indem ich diese Übereinstimmung konstatiere, muß ich aber auch darauf hinweisen, daß Rothert bei einem Bakterium termo bei schwachen Ätherdosen eine dauernde Begünstigung der Entwicklung fand, die aber erst nach einiger Zeit hervortrat[2]), was — wie einige anderweitige Beobachtungen — auf eine Giftgewöhnung hindeutet. Ob hier ein prinzipieller Gegensatz vorhanden, muß dahingestellt bleiben, auch Rothert selbst weist auf den Widerspruch diesen zuletzt erwähnten Befundes mit der von ihm gefundenen vorbeschriebenen progressiven Wirkung hin ohne eine Erklärung desselben zu versuchen.

Es dürften zum Schlusse noch ein paar Worte darüber gerechtfertigt erscheinen, ob die hier beobachtete Fähigkeit des Äthers die Zuwachsbewegung progressiv zu verlangsamen bzw. bei stärkeren Dosen transitorisch zu unterdrücken mit seiner Qualität als Narkotikum im ursächlichen Zusammenhang stehe. In dieser Form gestellt verlangt die Frage zunächst eine Umgrenzung des Begriffes „Narkose“, da man darunter eine jede reversible Lähmung eines vitalen Vorganges durch chemische Einflüsse verstehen kann, oder aber lediglich das Ausschalten des Empfindungs- bzw. Bewegungsvermögens. Doch ist es für das Wesen der Sache durchaus gleichgültig, für welche der beiden obigen Definitionen man sich entscheiden will; denn abgesehen von allen Wortbedeutungen bleibt zu entscheiden, ob es dieselben Eigenschaften des Äthers sind, die durch einen identischen Eingriff auf das Plasma bei kleineren Gaben Empfindungslosigkeit, bei größeren eine Lähmung

---

Interzellularen findet; wofür wohl die raschere Wirkung größerer Gaben spricht. Doch wurden alle diese Möglichkeiten nicht weiter experimentell geprüft, da es für meine Zwecke genügte, den Vorgang als einen rein physikalischen zu charakterisieren.

1) Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegung der Mikroorganismen. Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. XXXIX (1904), pag. 1—70.

2) l. c. pag. 21.

des Bewegungsvermögens und endlich bei weiterem Verstärken (mit der Zeit) außerdem noch Wachstumsstillstand herbeiführen. Overton nimmt für die Narkose, worunter er bei Pflanzenzellen anscheinend[1]) den Stillstand der Plasmaströmung versteht, an, sie hänge allein ab von der Konzentration, nicht von der Zeit. Genügt dies um zu der Auffassung zu zwingen, der progressiven Wirkung auf das Wachstum liege ein anderer Mechanismus zugrunde als der Lähmung von Strömungen, Bewegungs- und Empfindungsvermögen? Ich glaube nicht. Denn in der angeführten Arbeit fand Rothert auch die Hemmung der freien Ortsbewegung progressiv — also eine Funktion der Zeit und der Konzentration — und außerdem wird von Winterstein auch für tierische Organismen Overtons Ansicht bestritten. Es erscheint darum zweckmäßig darauf aufmerksam zu machen, daß ein derartig differenter Mechanismus wohl möglich, daß aber die entgegenstehende Auffassung einer identischen Wirkung keineswegs experimentell widerlegt ist.

Des weiteren sei noch darauf hingewiesen, daß eine Erregung mit anschließender Hemmung auch bei der Einwirkung anderer Außenfaktoren auf Lebenserscheinungen häufig zu beobachten ist. Ich erinnere nur an die ungemein exakten Versuche von Gabrielle L. C. Matthaei[2]) über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureassimilation. Auch für diese findet beim Übergang zu Wärmegraden, die auf die Dauer die Assimilationsgröße herabsetzen, zunächst eine vorübergehende Steigerung derselben statt. Also auch hier kommt dem Zeitfaktor eine ganz ausschlaggebende Bedeutung zu. In wieweit die äußere Übereinstimmung der Ausdruck für gleichartige Vorgänge innerhalb des Protoplasten ist, läßt sich zurzeit noch nicht sagen, so lange uns ein entscheidendes Kriterium darüber fehlt, was einfach auf Rechnung der Reaktionsbeschleunigung chemischer Umsetzungen (enzymatischer Wirkungen), was Regulationserscheinungen bzw. Abwehrmaßregeln des Organismus und was direkte Schädigungen durch Gift bzw. erhöhte Temperatur.

---

1) Er hat es nämlich leider unterlassen mitzuteilen, was er in diesem Falle „Narkose“ nennt.

2) Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Vol. 197, pag. 47—105.

Vergl. auch: F. F. Blackman, Optima and Limiting Factors. Annals of Botany, Vol. XIX (1905), pag. 281 und

Jost, Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biolog. Centralbl., Bd. XXVI (1906), pag. 225.

IV. Zusammenfassung der Versuchsresultate.

Die Wirkung des Äthers auf die Zuwachsbewegung ist eine Funktion von Konzentration und Einwirkungsdauer[1]). Und zwar äußert sich der Eingriff zunächst in einer Beschleunigung der Zuwachsbewegung, der späterhin eine Verlangsamung bis unter den normalen Betrag folgt. Diese Hemmung ist um so beträchtlicher und tritt um so eher ein, je größer die gebotene Ätherdosis war. Bei extrem starken Dosen erfolgt augenblicklich Wachstumsstillstand bzw. der Tod. Ganz schwache Dosen äußern keinerlei meßbare Wirkung.

Durch 5 $^0/_0$ Ätherwasser konnte für Avenakeimlinge ein vorübergehender Wachstumsstillstand — wie ihn Elfving für Phycomyces fand — beobachtet werden.

Es ist darum die Angabe von Wachstumerregenden und -hemmenden Ätherdosen — und das dürfte auch für andere Narkotika gelten — ohne gleichzeitige Mitteilung der Einwirkungsdauer ungenügend.

Bonn, 21. April 1908.

Über den Geotropismus der Aroideenluftwurzeln.

(Eine Entgegnung auf die gleichnamige Arbeit von K. Gaulhofer.)

Von **K. Linsbauer.**

K. Gaulhofer hat kürzlich unter dem obigen Titel eine Abhandlung in den Sitzungsberichten der Wiener Akademie[2]) veröffentlicht, welche der Hauptsache nach gegen den II. Teil meiner in der Flora (1907, Bd. 97) erschienenen Untersuchung „Wachstum und Geotropismus der Aroideenluftwurzeln“ gerichtet ist. Da die Arbeit nach ihrem Wortlaute den Anschein erwecken muß, als wären die von mir angeführten Beobachtungsresultate mehr oder minder unrichtig, bin ich zu einer ausführlicheren Erwiderung gezwungen.

Ehe ich auf die Differenzen in unseren Befunden eingehe, möchte ich aber auf einige Mißverständnisse hinweisen, die sich in Gaulhofers Arbeit finden. Er erhebt zunächst den Vorwurf, daß ich, obwohl es

---

1) Es soll hiermit nicht gesagt sein, daß andere Faktoren nicht eingreifen. Aber diese beiden waren es, die in vorliegender Studie allein geprüft wurden. Über den Einfluß erhöhter Temperatur vergl. z. B.: B. Zehl, Die Beeinflussung der Giftwirkung durch Temperatur usw. Zeitschr. f. allgem. Physiologie (Verworn), Bd. VIII (1908), pag. 140.

2) Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXVI, Abt. I, pag. 1669 ff. Ein Separatum dieser Arbeit kam mir durch die Güte des Verfassers anfangs Mai l. J. zu.

sich mir darum in erster Linie handelte, „einen Beweis gegen die Statolithentheorie zu erbringen“ mich auf die anatomische Untersuchung „weniger Wurzeln jeder Art“ beschränkte. Ich muß konstatieren, daß ich weder darauf ausging, die genannte Theorie zu widerlegen — ich glaube vielmehr diesem Gegenstande mit vollkommen objektivem Interesse gegenüber zu stehen — noch haben sich meine anatomischen und experimentellen Untersuchungen auf wenige Wurzeln jeder Art erstreckt. Wie Verfasser zu dieser Behauptung kommt, ist mir ganz unerfindlich, da ich keinerlei Angaben über die Anzahl der untersuchten Wurzeln machte, vielmehr nur summarisch über meine Beobachtungen berichtete, zumal meine Befunde sehr gut miteinander übereinstimmten. Vielleicht glaubt sich Verfasser zu seiner Meinung auf Grund der von mir gegebenen Zusammenstellung der anatomisch untersuchten Wurzeln zu seiner Kritik berechtigt, da ich dort neben den Pflanzennamen in der Regel zur Bezeichnung des Wurzelcharakters nur bemerkte „Haftwurzel“ oder „Nährwurzel“, womit aber natürlich nicht gesagt sein sollte, daß ich nur je ein Exemplar untersucht hätte. Ich kann vielmehr den Herrn Verfasser versichern, daß ich während ca. 6 Monaten die überwiegende Mehrzahl des in den Schönbrunner Gewächshäusern zugänglichen Wurzelmaterials — und dieses ist nicht gering — prüfte und daß ich überdies — wie ein Vergleich unserer Arbeiten ergibt, meine Versuche auf eine größere Artenzahl ausdehnte als mein Kritiker.

An einer anderen Stelle (pag. 16 d. Sep.-A., Anm. I) äußert sich Gaulhofer: „Ob es auch dauernd ageotropische Nährwurzeln gibt, muß stark bezweifelt werden. Linsbauer stützt seine diesbezügliche Behauptung nur auf die Beobachtung einer Nährwurzel von Ph. Houlettianum und zweier Nährwurzeln von Ph. elegans (l. c. pag. 288), welche nach 2—3 Tagen keine geotropische Krümmung zeigten.“ Ich habe diese Behauptung nie ausgesprochen, sage vielmehr: „Ob die Wurzeln dieser Arten tatsächlich unter allen Umständen oder nur im Dunkeln ageotropisch sind oder ob ihr Geotropismus periodisch sistiert wird, läßt sich auf Grund der wenigen Versuche nicht entscheiden. Ich halte jedoch diese letzte Deutung aus Analogie mit anderen Fällen für wahrscheinlich.“ Wenn Verfasser es für nicht ausgeschlossen hält, daß diese Wurzeln nach längerer Zeit vielleicht doch geotropisch reagiert hätten, so gibt er nur die von mir vertretene Ansicht wieder.

Auch die Äußerung auf pag. 17 des Sep.-Abdr., derzufolge sich die Rückbildung des Statolithenapparates u. a. äußert „in der relativ geringen Zahl der Statozysten, obwohl Linsbauer keine Verringerung

den Nährwurzeln gegenüber gefunden haben will" vermag ich mir nicht zu erklären, da ich auf pag. 291 ausdrücklich bemerke „die Kolumella ist allerdings in diesem Falle auf eine kleinere Zahl von Zellen beschränkt als in den Nährwurzeln; bisweilen findet man an medianen Längsschnitten nur eine Gruppe von 5—6 Zellen[1]) mit deutlicher Statolithenstärke vor".

Es erübrigt mir nun, mich mit den Differenzen in den Resultaten auseinander zu setzen, zumal Verfasser erklärt, daß nach seinen Beobachtungen die bisherigen Ansichten über den Geotropismus der Aroideenluftwurzeln „in mancher Hinsicht" geändert werden müssen. Ich gebe in Kürze Gaulhofers Resultate wieder, wobei ich die anatomischen Befunde einstweilen außer acht lasse.

I. Nährwurzeln: Stets pos. geotrop. Junge Wurzeln ageotropisch.

II. Wurzeln, welche eine intermediäre Stellung einnehmen: Immer pos. geotrop. Häufig grundloses Ausbleiben der geotrop. Reaktion.

III. Wurzeln, bei denen noch keine Differenzierung in Nähr- und Haftwurzeln eingetreten ist: Verfasser findet sie faktisch stets ageotropisch, setzt aber hinzu: „Ich meine aber, daß auch unter ihnen noch geotropisch reagierende zn finden sein werden."

IV. Haftwurzeln: Meist ageotropisch; unter entsprechend großer Zahl „immer eine oder die andere positiv geotropisch"; doch zeigt sich ihr Geotropismus nur unter bestimmten Umständen.

Jeder der sich die Mühe nimmt meine experimentellen Ergebnisse mit diesen zu vergleichen, muß zugeben, daß ich bereits zu genau denselben Resultaten gekommen bin mit Ausnahme der Beobachtung, daß mitunter Haftwurzeln positiv geotropisch reagieren können. Hierzu aber muß ich bemerken, daß Verfasser bei seinen sämtlichen Versuchen nur bei je einer Wurzel von Monstera deliciosa und Philodendron pinnatifidum eine Abwärtskrümmung unter Wasser antraf und daß ihm dieser Versuch nie mehr glückte. Daraus ist als feststehend abzuleiten, „daß sie zwar meistens ageotrop sind, unter gewissen Umständen aber doch geotropisch reagieren", schien offenbar auch dem Verfasser zu gewagt, da er später einschränkend bemerkt, daß das Auftreten konstant ageotropischer Haftwurzeln immerhin nicht ausgeschlossen und — ich möchte hinzufügen — zweifellos die Regel ist. Ein vereinzelter Befund, der ja möglich ist, da (wie ich auf Grund

1) Eine so geringe Zahl von Statozysten hat G. übrigens nie gefunden.

meiner Wachstumsversuche erfuhr) gelegentliche Übergänge zwischen Nähr- und Haftwurzeln auftreten, entscheidet um so weniger, da auch spontane Nutationen, wie sie gelegentlich an Aroideenwurzeln auftreten, eine tropistische Krümmung vortäuschen können.

Was nun das Auftreten der Statolithenstärke betrifft, so stimmen wir darin überein, daß die geotropisch reagierenden Luftwurzeln in ihren Hauben einen typisch entwickelten Statolithenapparat besitzen. Ich habe aber auch für die wenig oder nicht geotropisch reagierenden Wurzeln eine wohlausgebildete, d. h. von der Umgebung deutlich differenzierte Kolumella mit Statolithenstärke angegeben. Ich kann zu meiner Befriedigung konstatieren, daß auch Gaulhofer stets eine stärkeführende Kolumella in den Luftwurzeln der Aroideen ohne Rücksicht auf ihr geotropisches Verhalten beobachtete. Verfasser nimmt aber eine Rückbildung des Statolithenapparates an, da die betreffenden Wurzeln 1. weniger Statozysten besitzen (was ich ebenfalls bereits angegeben, aber anders gedeutet habe), 2. bisweilen feinkörnigere Stärke oder eine geringere Anzahl von Stärkekörnchen führen, und 3. sich langsamer umlagern. Gegenüber meinen Befunden neu sind also nur die sub 2 und 3 angeführten Beobachtungen. Ich muß gestehen, daß ich feinkörnige Stärke stets nur in kaum mehr wachsenden Wurzeln antraf, sonst aber stets in der Kolumella orientierte Stärkekörnchen vorfand, die sich von denen aus dem umgebenden Gewebe durch ihre Größe auszeichneten. Wenn Gaulhofer eine relativ kleinere Zahl von Statozysten (bezogen auf den Wurzelquerschnitt) sowie in ganz vereinzelten Fällen feinkörnige oder selbst nicht umlagerungsfähige Stärke findet, so lassen sich nach meinem Dafürhalten daraus keine weiteren Schlüsse ziehen, da vergleichbare Angaben über die relativen Wachstumsintensitäten der untersuchten Wurzeln fehlen.

Ich gebe zu, die Stärkekörner weder gemessen noch ihre Umlagerungszeit bestimmt zu haben, ich habe diese Verhältnisse jedoch keineswegs „völlig übersehen"; die Tatsache der Umlagerung der Stärke, die sich in einer bestimmt orientierten Anhäufung zu erkennen gibt, nicht aber ihre Größe und Umlagerungszeit schien und scheint mir auch heute von wesentlichem Belang zu sein. Eine verzögerte Umlagerung würde vom Standpunkte der Statolithentheorie eine Verzögerung der Reaktion, nicht aber deren Unterbleiben verständlich machen.

Der Hauptunterschied zwischen meinen Angaben und denen Gaulhofers beruht also — wie mir scheint — darauf, daß dieser

die letzterwähnten Beobachtungen im Sinne einer Reduktion des Statolithenapparates auslegt. Damit wurde nur des näheren ausgeführt, was ich bereits in meiner Arbeit andeutete, indem ich es als unschwer bezeichnete, meine Beobachtungen mit der Statolithentheorie in Einklang zu bringen, was ich aber, wie ich besonders betonte, unterließ, da mir bei Problemen von der Bedeutung der Haberlandt-Nemečschen Theorie die strengste Kritik im Interesse der Sache gelegen zu sein scheint. Eine weitere Diskussion über die Differenzen in unseren Anschauungen in dieser speziellen Frage scheint mir daher auch wenigstens derzeit aussichtslos. „Es ist nun Glaubenssache", bemerkt Jost[1]) in bezug auf ähnliche Fälle, „wenn man solche Apparate als reduziert oder rudimentär betrachtet . . . Stellt man sich mehr auf den physiologischen Boden, so wird man die Hypothese skeptischer betrachten."

Was die von mir am Schlusse meiner Arbeit gemachte Bemerkung betrifft, daß man sich zur Erklärung des Geotropismus z. B. auch die Vorstellung bilden könne, daß das Plasma den Schwerereiz durch eine Strukturänderung infolge einer orientierten Deformation perzipiert, so will ich nur bemerken, daß mich Verfasser völlig mißverstanden hat, wenn er meine Vorstellung dahin interpretiert, daß ich ein plasmatisches Netzwerk annehme, das sich „nur in der äußeren Plasmahaut befinden könnte" und das „in einer Eiweißlösung aufgehängt sei". Ich habe weder jemals eine derartige Vorstellung entwickelt, noch kam es mir auf eine Differenz im spezifischen Gewicht von Netzwerk und Eiweißlösung an. Daß einer solchen derzeit nicht experimentell zugänglichen Vorstellung — wenngleich sie mir berechtigt erscheint — kein wesentlicher heuristischer Wert zukommt, war mir und wohl jedem Leser, schon ehe Gaulhofer dies besonders betonen zu müssen glaubte, klar, weshalb ich es auch unterließ, sie zu einer Hypothese auszubauen.

Wien, im Mai 1908.

---

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiol., II. Aufl. (1908), pag. 529.

Über regenerative Neubildungen an isolierten Blättern phanerogamer Pflanzen.

Von **Georg Stingl.**

(Mit 6 Abbildungen im Texte.)

Aus der „Biologischen Versuchsanstalt“ in Wien.

Die Kenntnis von regenerativer Sproß- und Wurzelbildung an isolierten Blättern mehrerer Pflanzen reicht sowohl in der gärtnerischen Praxis als auch in der botanischen Literatur weit zurück. Die Gesichtspunkte, nach denen die einschlägigen Arbeiten durchgeführt wurden, waren verschiedener Art. Die einen Forscher wandten ihr Augenmerk vorwiegend dem Ursprungsort, andere der Entstehung sowie Entwicklung der Wurzeln und Sprosse zu; auch die Einwirkung äußerer Bedingungen auf die Regenerationserscheinungen (im Sinne Goebels[1]) wurde in Betracht gezogen. Die genannten Untersuchungen[2]) betrafen jedoch nur relativ wenige Arten, weshalb die Fähigkeit isolierter Blätter, Neubildungen hervorzubringen, nur als Ausnahmsfall galt.

---

1) Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898, G. Fischer, pag. 36.

2) Da diese trotz der verschiedenen Fragestellung vielfach in einander übergreifen, führe ich die bezüglichen Publikationen der Kürze halber alphabetisch an:

a) Goebel, K., Über Regeneration im Pflanzenreich. Biolog. Zentralbl. 1902, Bd. XXII.

b) Ders., Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905, Ergänzungsband.

c) Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908, Teubner. Vergleiche auch die hier und in den vorgenannten Arbeiten enthaltenen Hinweise auf einschlägige Publikationen desselben Autors und anderer Forscher.

d) Küster, E., Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen. Beihefte zum Botan. Zentralbl. 1904, Bd. XIV.

e) Ders., Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1904, Bd. XL.

f) Riehm, E., Beobachtungen an isolierten Blättern. Zeitschr. f. Naturwissenschaften, Bd. LXXVII. Stuttgart 1905. — Daselbst ist auch auf ältere Literatur hingewiesen.

g) Winkler, H., Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1903, Bd. XXI.

h) Ders., Über regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von *Passiflora coerulea* L. Ber. d. D. Bot. Ges. 1905, Bd. XXIII.

i) Betreffs anatomischer Verhältnisse vergl. auch: Mathuse, O., Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern. Beihefte z. Bot. Zentralbl. 1906, Bd. XX.

Infolge der Annahme, daß aus Blattstecklingen lebensfähigere kräftigere Pflanzen erzielt werden könnten als aus gewöhnlichen Stecklingen, erschien Lindemuth[1]) die schnelle und sichere Vermehrung einjähriger Pflanzenneuheiten durch Blattstecklinge für den Gartenbau von nicht geringer Bedeutung. Für viele Pflanzen des Gärtners würde eine „reiche Vermehrung, eine weite Verbreitung und ein umfangreicher Vertrieb" gesichert werden. Deshalb führte der genannte Forscher weiter ausgreifende Versuche über Wurzel- und Sproßbildung an Blättern vom Standpunkte der gärtnerischen Praxis aus, durch welche wir zur Kenntnis einer größeren Zahl von Pflanzen (65) gelangten, denen die genannte Fähigkeit zukommt.

Auch durch die vorliegende Studie[2]) wird der Kreis jener Pflanzen erweitert, bei welchen — und zwar an isolierten Blättern — die Fähigkeit zu regenerativen Neubildungen unter möglichst einfachen Bedingungen ausgelöst werden kann. Hierzu bemerke ich, daß annähernd die Hälfte der Objekte dem Bereiche der wildwachsenden Pflanzen entnommen wurde, da hierüber nur ganz vereinzelte Angaben vorliegen. Es stand ja von vornherein nicht fest, daß diese sich in gleicher Weise verhalten würden wie Kulturpflanzen. Wenn auch eine Propagation der wildwachsenden Pflanzen — eine Sproßbildung vorausgesetzt — auf diese Weise in unseren Breiten sicherlich nicht stattfindet, so kann ihrer Einbeziehung in den Kreis dieser Untersuchungen ein theoretisches Interesse nicht abgesprochen werden.

Um eine sichere Basis zur Beurteilung der Häufigkeit des Auftretens von Neubildungen zu haben, bot ich den Stecklingen eine möglichst gleichmäßige Behandlung und annähernd jene Bedingungen, unter denen die Entwicklung der betreffenden Mutterpflanzen stattfindet. Ich verwendete nicht bloß ganze Blätter, sondern auch — durch einen gegen die Mittelrippe normal geführten Schnitt erhaltene — Stücke derselben, z. B. die Hälfte, ein Drittel sowie ein Viertel des Blattes. Gestielte Blätter wurden mit und ohne Stiel benützt. Die Blätter

---

1) Lindemuth, H., Vorläufige Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproßbildung auf Blättern (Blattstecklingen) und ihre Bedeutung für die Pflanzenvermehrung. Gartenflora 1903, 52. Jahrg. — Ders., Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproßbildung auf Laubblättern (Blattstecklingen). Gartenflora 1903. — Ders., Über Größerwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung. Ber. d. D. Bot. Ges. 1904, Bd. XXII.

2) Die Anregung hierzu gab Herr Dr. Wilhelm Figdor, Privatdozent an der k. k. Universität und Leiter der „Biologischen Versuchsanstalt" in Wien, wofür ich auch an dieser Stelle meinen innigsten Dank entbiete.

oder Teile derselben steckte ich gleich nach Lostrennung von der Mutterpflanze mit dem Stiele oder — bei stiellosen und Blattstücken — mit der Basis so tief in ausgewaschenen feuchten Sand, welcher sich in Schalen befand, daß sie gerade noch fest genug aufrecht standen. In manchen Fällen wurden die Blätter auch schräg gesteckt, so daß sie — von Glasklammern gehalten — mit der Unterseite dem Sande auflagen. Die mit den Blättern beschickten Schalen kamen dann in einen feucht gehaltenen Raum des Kalt- oder Warmhauses (Schwitzkasten) und waren hier normalen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt. Nach der Bewurzelung verpflanzte ich die Stecklinge in mit Erde gefüllte Blumentöpfe und kultivierte sie weiter im freien Raum der Gewächshäuser unter Berücksichtigung der Temperaturen, welche dem normalen Vorkommen der Mutterpflanzen entsprechen.

Die Versuchsserien verteilen sich auf 51 Familien mit insgesamt 114 Spezies der Phanerogamen; bezüglich der Reihenfolge in der Aufzählung der Versuchspflanzen hielt ich mich an die in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" von Engler und Prantl gegebene Anordnung. In die folgenden Ausführungen sind auch diejenigen Arten einbezogen, bei welchen weder Wurzel- noch Sproßbildung beobachtet wurde; denn einesteils ist das ganz verschiedene Verhalten der einzelnen Arten nicht ohne Interesse, andernteils sind damit unstreitig für nach anderen Gesichtspunkten auszuführende Experimente fördernde Anhaltspunkte gegeben.

Versuchsergebnisse.

A. Monokotyledonae.

Von dieser Klasse wurde mit 21 Arten aus 10 Familien experimentiert, wovon nur bei 2 Familien (Liliaceae und Haemadoraceae), resp. 3 Arten regenerative Neubildungen auftraten. Die relativ günstigsten Ergebnisse wiesen die Liliaceen auf; denn es kam bei diesen nicht nur zur Bewurzelung, sondern auch zur Bildung von Zwiebeln.

Alismaceae.

Sagittaria natans Michx.

Hydrocharitaceae.

Vallisneria spiralis L. Die im Warmhaus in Wasser gepflegten Stecklinge dieser und der vorigen Art waren nach 3 Monaten im Eingehen begriffen; eine Wurzelbildung konnte nirgends konstatiert werden.

Gramineae.

Zea Mays L. Alle 100 Blattstecklinge jugendlicher Mayspflanzen verwelkten schon innerhalb 4—5 Tagen.

Liliaceae.

Bei dieser Familie wurden sowohl ganze Blätter als auch Stücke ($^1/_2$, $^1/_3$, $^1/_4$ der Blattlänge) derselben verwendet. Das Verhalten der Stecklinge war bei den verschiedenen Spezies sehr abweichend. Während bei 30 % fast jedes Exemplar Wurzeln trieb und Zwiebeln ausbildete, versagten 70 % vollständig. Von diesen verwelkten 20 % nach 3—4$^1/_2$ Wochen, die anderen 50 % schon nach 4—8 Tagen. Hier sei auch gleich erwähnt, daß von jeder Spezies einige ganze Blätter sowohl mit dem basalen als auch dem apikalen, etwas gestutzten Ende in den Sand gesteckt wurden. Bei den sich überhaupt bewurzelnden Stecklingen trat nur am basalen Teile Wurzel- oder Sproßbildung auf. Das „Einziehen“ erfolgte bei dieser Versuchsanstellung in gleicher Weise wie bei den ganzen Blättern mit freiem apikalem Ende. Auch sei als Eigentümlichkeit erwähnt, daß bei einer Spezies (*Hyacinthus orientalis*) die Zwiebeln stets in der Mehrzahl, bei anderen (*Hyacinthus candicans* und *Muscari racemosum*) nur in der Einzahl entstanden.

Cordyline australis Endl. Keiner der 30 Stecklinge — gleichgültig ob ganze Blätter oder Stücke ($^1/_2$, $^1/_3$) verwendet wurden — trieb Wurzeln; immerhin waren die Exemplare 3 Monate frisch.

Chlorophytum comosum Baker. Die 60 Stecklinge hielten sich nahezu 1$^1/_2$ Monate, bis sie verwelkten.

Gagea lutea Schlt. Schon nach 5 Tagen waren alle 40 Objekte eingegangen.

Allium Cepa L. Von 60 Stecklingen gingen die ganzen Blätter schon nach 2, die Blattstücke ($^1/_3$, $^1/_4$) nach 4 Tagen zugrunde.

Lilium tigrinum Garol. Die 10 ganzen Blätter hielten sich nahezu 4 Wochen, die 20 Stücke ($^1/_2$) dagegen 4$^1/_2$ Wochen. Hierzu sei bemerkt, daß die Stecklinge von einer bereits fruchtenden Pflanze stammten.

Tulipa Gesneriana L. Alle 40 Stecklinge gingen zugrunde, die ganzen Blätter schon nach 4, die Stücke ($^1/_2$) nach 6 Tagen.

Scilla bifolia L. Die 40 Objekte — ganze Blätter und Stücke ($^1/_2$) — waren schon innerhalb 3—4 Tagen verwelkt.

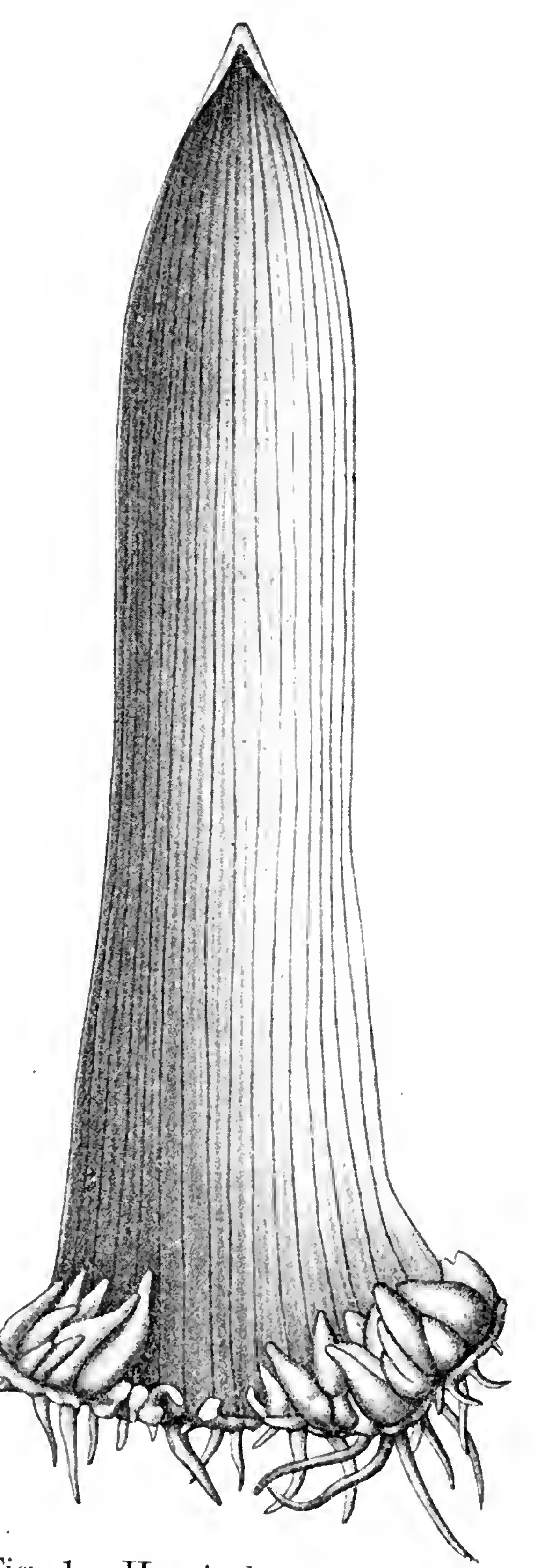


Fig. 1. Hyacinthus orientalis ($\frac{1}{1}$).

Ornithogalum nutans L. Von den 50 Stecklingen — 20 ganze Blätter und 30 Blatthälften —, die alle eingingen, hielten sich die ersteren (bis auf 3) 6 Tage, die letzteren fast durchgehends 9 Tage.

Hyacinthus orientalis L. (Fig. 1.) Im ganzen wurden 60 Stecklinge — 30 Blätter und 30 Blattstücke (1/2, 1/3) — 2 1/2 Monate gepflegt. Der kleinere Teil war im Kalthaus, der weitaus größere im Warmhaus untergebracht. Die ersteren Exemplare waren während der ganzen Pflegezeit frischer geblieben, zeigten aber sonst keine augenfälligen Unterschiede in der Entwicklung der regenerativen Neubildungen gegenüber den im Warmhaus kultivierten. Bei den meisten war nach 12 Tagen beginnende Bewurzelung bemerkbar; nach längstens 9 Wochen hatten fast alle Objekte Wurzeln und mit wenigen Ausnahmen auch stets mehrere kleine Zwiebeln produziert. Ein altes Blatt und ein ebensolches Blattstück (1/2) bewurzelten sich zwar, brachten es aber nicht zur Anlage von Zwiebeln. An einigen Stecklingen wiederum konnten zwar Zwiebeln, aber keine Wurzeln[1]) konstatiert werden. Die Wurzeln entsprangen zumeist aus der Schnittfläche, die Zwiebeln dagegen aus der morphologischen Oberseite, sehr selten — in 2 Fällen — aus der Unterseite des Blattes in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche über einem Blattnerv. Bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Stecklinge waren die Zwiebeln nebeneinander, bei einigen jedoch auch übereinander, entlang eines Blattnerven inseriert.

Hyacinthus candicans Baker. In 2 1/2 Monaten hatten von den 15 Stecklingen — 5 ganzen Blättern und 10 Blattdritteln — sich nur 3 bewurzelt, während die anderen 12 Objekte auch je eine Zwiebel produzierten. Die nur bewurzelten Exemplare waren ein altes Blatt und zwei Hälften eines solchen. Die ersten Wurzeln waren überhaupt nach 10 Tagen bemerkbar.

Muscari racemosum W. Innerhalb 7 Wochen hatten alle 10 Exemplare — 5 ganze Blätter und 5 Blatthälften — wenige schwache Würzelchen, deren erste sich nach 14 Tagen zeigten, und je eine Zwiebel getrieben.

Bezüglich der Insertion der Wurzeln und Zwiebeln ist bei *Hyacinthus candicans* und *Muscari racemosum* das gleiche zu erwähnen wie bei *Hyacinthus orientalis.*

Pontederiaceae.

Pontederia cordata L. Alle 20 Blätter verwelkten innerhalb 14 Tagen.

Amaryllidaceae.

Galanthus nivalis L. Nach 5 Tagen waren alle 50 Stecklinge, die von kräftigen Pflanzen stammten, zugrunde gegangen.

---

1) Diese Tatsache steht in Widerspruch mit den Angaben Winklers (l. c. 1903, pag. 102): „. . . Der Verlauf der Regeneration ist dabei in allen Fällen, soweit sie wenigstens Phanerogamen betreffen, derselbe: Es entstehen zuerst an der Basis Wurzeln, die sich schnell zu einem kräftigen, vielverzweigten System entwickeln und erst dann die Sprosse.“ Außerdem war sehr häufig die Ausbildung der Wurzeln sowohl der Zahl nach als auch bezüglich der Stärke eine so minimale und trotzdem die Zwiebelproduktion hingegen eine so auffallende, daß sich für diese Art keine merkbare Abhängigkeit zwischen Wurzel- und Zwiebelbildung ableiten läßt. Übrigens scheint Lindemuth (l. c. pag. 485) eine ähnliche Erfahrung gemacht zu haben: „Mimulus zeichnete sich dadurch aus, daß sehr bald nach der Wurzelbildung — mit dieser fast gleichzeitig — oberseits an der Basis des Blattstieles, Knospen entstanden und austrieben.“

Dioscoreaceae.

Dioscorea spec.[1]) Alle 20 Blätter — 10 mit und 10 ohne Stiel — waren bereits nach 6 Tagen verwelkt.

Iridaceae.

Iris Germanica L. Von den 20 ganzen Blättern hatten sich 15 durch 3 Wochen, 5 fast 4 Wochen gehalten; die 20 Blatthälften verwelkten erst in der 6. Woche. 2 Blatthälften, die im Freien gepflegt waren, gingen in der 5. Woche ein. Kein Steckling bewurzelte sich.

Haemadoraceae.[2])

Sanseviera guinensis Willd.; *S. cylindrica* Hook. Bei beiden Spezies trat reiche Bewurzelung an der Schnittfläche und auch Sproßbildung auf.

Orchidaceae.

Xylobium squalens Lindl. 10 Stecklinge hielten sich 11 Tage, weitere 10 dagegen 20 Tage; kein Objekt zeitigte Wurzeln.

B. Dikotyledonae.

Aus dieser Klasse wurden 41 Familien mit 93 Arten entnommen. Die Resultate der Versuchsserien waren viel günstigere als bei den Monokotyledonen; etwa 30 % versagten, 70 % ergaben positive Resultate. Innerhalb der einzelnen Familien waren diese allerdings sehr verschieden. Sproßbildung beobachtete ich bei 3 Familien, resp. 6 Arten; zur Bewurzelung brachten es 70 Arten.

Piperaceae.

Peperomia argyrea Hort.; *P. magnoliaefolia* Dietr.; *P. metallica* Mq. Bei allen 3 Spezies konnte nach 4 Wochen reichliche Wurzelbildung an der Schnittfläche konstatiert werden.

Moraceae.

Cannabis sativa L. Nach 3 Tagen waren alle 50 Blätter verwelkt.

Urticaceae.

Urtica urens L. Von 30 Stecklingen bewurzelten sich 24. Die relativ starken Wurzeln traten nicht nur aus der Schnittfläche, sondern sehr häufig auch aus der Unterseite der Lamina[3]) seitlings der Mittelrippe oder eines Seitennerven hervor. Die ersten Wurzeln beobachtete ich nach 11 Tagen.

Pellionia Daveauana N. E. Br. Innerhalb 4 Wochen hatten alle 40 Stecklinge ansehnliche kallöse Wucherungen produziert, welkten dann aber bald dahin.

---

1) Eine unbestimmte Art aus dem kaiserl. Hofgarten zu Schönbrunn (Wien).

2) In der Gärtnerei ist die vegetative Vermehrung mehrerer Arten schon vielfach gebräuchlich.

3) Nach meinen Beobachtungen ist dieser Ursprungsort der Wurzeln — nämlich nicht Schnittbasis und Stielpunkt der Spreite, nach Winkler (l. c. 1903, pag. 103) Typus II b — viel häufiger vertreten, als in der botanischen Literatur angenommen wird.

Polygonaceae.

Polygonum aviculare L.; *P. amphibium* L.; *P. Hydropiper* L. Die Stecklinge (je 40) dieser 3 Arten gingen während 6 Tagen zugrunde. Die isolierten Blätter von *Polygonum cuspidatum* Willd. dagegen zeigten bei 50% Bewurzelung an der Schnittfläche und auch auf der Unterseite sowie Oberseite der Lamina über der Mittelrippe; die übrigen verwelkten schon innerhalb 8 Tagen. Die ersten Wurzeln zeigten sich schon nach 9 Tagen.

Chenopodiaceae.

Chenopodium Vulvaria L. Schon nach 5 Tagen waren die 20 Blätter eingegangen. Bei *Ch. murale* L. waren die ersten Wurzeln erst nach 16 Tagen sichtbar und während 2 weiteren Wochen hatten sich von 40 Blättern 12 an der Schnittfläche spärlich bewurzelt.

Atriplex patula L. Die 20 Stecklinge versagten schon nach 5 Tagen.

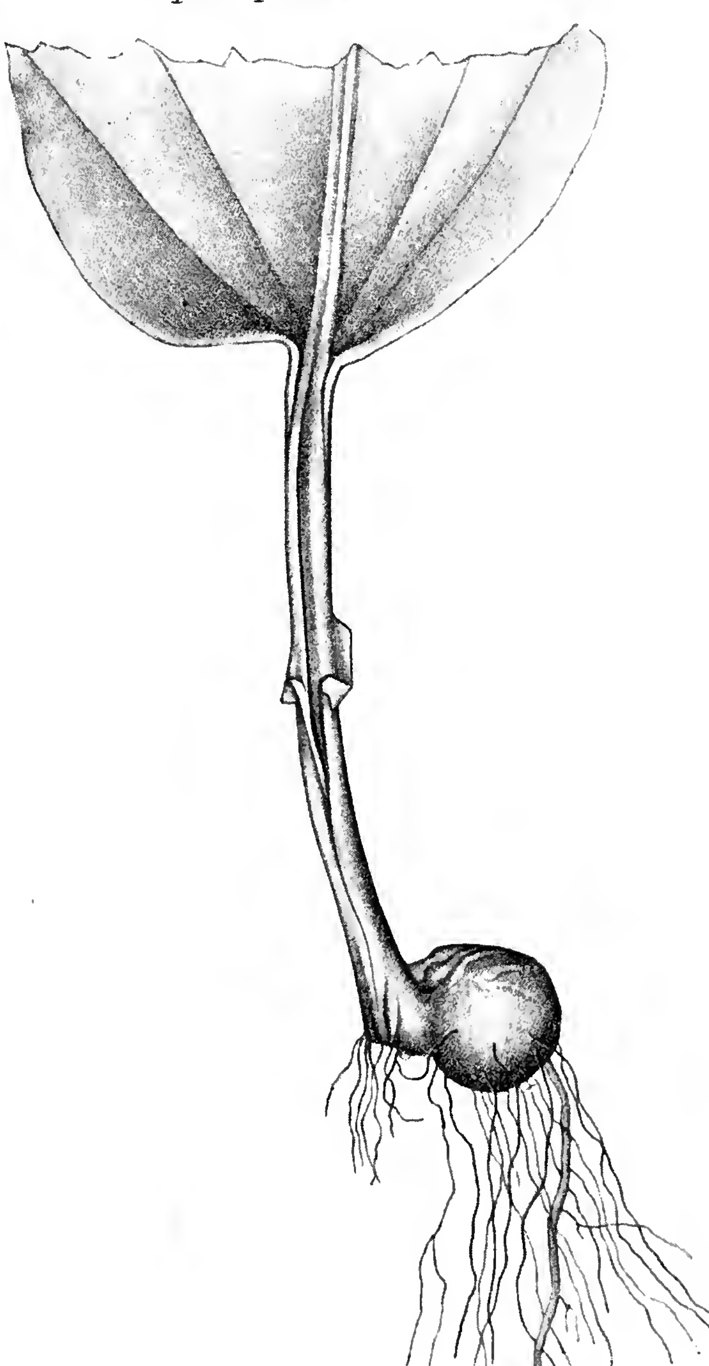


Fig. 2.
Raphanus sativus var. Radiola ($\frac{1}{1}$).

Amarantaceae.

Amarantus monstrosus DC. Innerhalb 7 Wochen hatten 45 der 60 Stecklinge (30 mit und 30 ohne Stiel) unmittelbar nur an der Schnittfläche wenige schwache Wurzeln hervorgebracht.

Caryophyllaceae.

Silene nutans L. Alle 40 Blätter waren nach 10 Tagen verwelkt.

Ranunculaceae.

Eranthis hiemalis Salisb. In 7 Tagen gingen die 60 Stecklinge zugrunde.

Papaveraceae.

Papaver somniferum L.; *Chelidonium maius* L. Die 40 Blätter der ersten Spezies verwelkten in 6, ebensoviele der zweiten in 4 Tagen.

Cruciferae.

Raphanus sativus var. Radiola L. (Fig. 2). Von 60 Blättern bewurzelten sich die meisten nach 12 Tagen. Die Wurzeln traten ausnahmslos nur aus der Schnittfläche hervor. Nach $3^1/_2$ Monaten war eine mächtige kallöse Wucherung zur Ausbildung gelangt, welche nach Farbe und Gestalt an ein „Radieschen“ erinnerte.

Capsella Bursa Pastoris Mnch. Sowohl die Rosetten- als auch die Stengelblätter — je 30 — vertrockneten innerhalb 10 Tagen.

Matthiola annua Sweet. Von den 50 Blättern trat während 9 Tagen bei 45 Wurzelbildung auf, die 5 anderen starben nach 6 Tagen ab. Der Ursprungsort der Wurzeln war nur die Schnittfläche.

Resedaceae.

Reseda odorata L. Bei 74 von 100 Stecklingen kamen in 10 Wochen nur wenige und schwache Wurzeln zur Ausbildung, 16% verwelkten längstens während 8 Tagen. Die ersten Wurzeln waren nach 16 Tagen sichtbar. Der Ursprungsort lag meist in der Schnittfläche, in wenigen Fällen auch auf der Unterseite der Lamina.

Crassulaceae.[1]

Sedum spectabile Boz. Die Stecklinge bewurzelten sich durchgehends. Ein Exemplar hatte nach 5 Wochen auch einen Sproß hervorgebracht.

Rosaceae.

Potentilla anserina L. Innerhalb 8 Wochen hatten sich von 10 Blättern 9 an der Schnittfläche bewurzelt und 1 Blatt produzierte einen Sproß. Von den 50 Fiederblättchen trieben während der gleichen Zeit nur 30 Wurzeln, während die anderen schon nach 4 Tagen eingegangen waren.

Cesalpinaceae.

Cassia spec.[2]) Innerhalb 6 Wochen waren sowohl bei 2 ganzen Blättern (von 6) als auch bei allen 20 Fiederblättchen kräftige Wurzeln ausgebildet, die seitlings aus dem Kallus der Schnittfläche entsprungen waren; die 4 andern Blätter verwelkten schon während 5 Tagen.

Leguminosae.

Von den 11 gepflegten Spezies brachten es 7 zur Bewurzelung, 4 versagten gänzlich. Bei den ersteren produzierten nicht bloß die ganzen Blätter, sondern auch die Blättchen Wurzeln. Sprossung wurde bei keiner Art erzielt.

Sophora flavescens Ait.; *Ononis alopecuroides* L.; *Genista tinctoria* L.; *Glycyrrhiza dubia* Bernh. Je 20 Blätter und eine gleiche Anzahl Fiederblättchen dieser 4 Arten gingen innerhalb 3—4 Wochen ein, nachdem zwar ein ansehnlicher Kallus, aber keine Bewurzelung bemerkbar war.

Baptisia australis Hook. Von 20 dreizähligen Blättern hatten sich innerhalb 8 Wochen 6 bewurzelt, 14 dagegen bereits nach 14 Tagen versagt. Von den 20 Fiederblättchen produzierten in der gleichen Zeit nur 2 Exemplare Wurzeln. Die ersten Wurzeln waren erst nach 18 Tagen bemerkbar; der Ursprungsort lag nicht immer unmittelbar in der Schnittfläche selbst, sondern auch an der Seite des Kallus und des Stieles.

Dorycnium hirsutum Poepp. 5 Exemplare von 10 dreizähligen Blättern zeigten nach 9 Wochen Bewurzelung, die anderen 5 waren schon nach 14 Tagen verwelkt. Von den 30 Fiederblättchen zeigten in der gleichen Zeit ebenfalls die Hälfte Wurzeln und die anderen starben innerhalb 3 Wochen ab. Der Beginn deutlicher Bewurzelung lag zwischen 22 und 28 Tagen. Die Wurzeln waren meist aus der Schnittfläche hervorgegangen.

---

1) Viele Vertreter dieser Familie werden in der Gärtnerei durch Blattstecklinge vermehrt.

2) Diese Art und die folgenden Leguminosen stammen aus dem botanischen Garten der k. k. Universität in Wien.

Astragalus maximus Willd. Die 6 ganzen Blätter verwelkten innerhalb 8 Wochen, während bei 24 der 40 Fiederblättchen schwache Wurzeln zum Vorschein gekommen waren, welche wie auch bei der folgenden Spezies durchgehends der Schnittfläche inseriert waren.

Astragalus podocarpus Buch. In 6 Wochen verwelkten die 6 ganzen Blätter und bei den 40 Fiederblättchen bewurzelten sich weniger als bei der vorigen Spezies, nämlich nur 8.

Desmodium penduliflorum Wall. Nach 6 Wochen waren von 10 Blättern bei einem Exemplar und von 40 Fiederblättchen bei 4 Exemplaren Wurzeln vorhanden, die jedoch zum Teil nicht direkt aus der Schnittfläche des Stieles, sondern etwas höher aus demselben entsprungen waren.

Lathyrus incurvus Willd. Innerhalb 9 Wochen bewurzelte sich von 4 Blättern nur eines und auch bei diesem waren nach 7 Wochen — Bewurzelung war schon nach 6 Wochen bemerkbar — alle Fiederblättchen abgefallen. Von den 40 Blättchen trieben 10 in der gleichen Zeit Würzelchen, 30 waren nach 3 Wochen verwelkt.

Lathyrus vernus Bernh. Von 4 Blättern hatten 2 derselben in 8 Wochen relativ ansehnliche Wurzeln ausgebildet, welche nicht nur an der Schnittfläche, sondern auch an der Seite des Stieles entsprungen waren; bei den 20 Fiederblättchen 50 %, die andere Hälfte war schon nach 6 Tagen eingegangen.

Geraniaceae.

Geranium palustre L. Von 20 Blättern waren nach 3 Wochen bei 15 Exemplaren relativ kräftige Wurzeln aus dem Kallus der Schnittfläche hervorgetreten.

Geranium pratense L.; *Erodium cicutarium* Hér. 40 Blätter der ersten und 30 der zweiten Art gingen schon in 5 Tagen ein; es war ganz gleichgültig, ob sie mit oder ohne Stiel gesteckt wurden.

Pelargonium hederaefolium Salisb. 5 Stecklinge produzierten in 7 Wochen durchgehends kräftige Wurzeln, die 14 Tage nach Beginn des Versuches hervortraten und ausnahmslos der Schnittfläche inseriert waren.

Oxalidaceae.

Oxalis Ortgiesi Regel. Nach $3^1/_2$ Monaten war bei allen Stecklingen — 30 mit und 30 ohne Stiel — überaus reichliche Bewurzelung vorhanden. Die Wurzeln entsprangen bei den gestielten Exemplaren aus der Schnittfläche des Stieles und auf der Oberseite desselben, bei den ungestielten Blättchen auch aus der Basis und außerdem bei 2 Stecklingen aus der Oberseite der Lamina über dem Mittelnerv. Schwache Würzelchen waren schon nach 10 Tagen deutlich wahrnehmbar.

Tropaeolaceae.

Tropaeolum maius[1]) L. Alle 20 ohne Stiel gesteckten Blätter gingen schon in 4—5 Tagen ein.

Rutaceae.

Ruta graveolens L. Von den 30 Stecklingen produzierten 24 innerhalb 8 Wochen aus dem ansehnlichen Kallus der Schnittfläche schwache Würzelchen, während 6 Exemplare schon in 6 Tagen verwelkten. Auch einzelne Blattabschnitte bewurzelten sich. Die ersten Wurzeln bemerkte ich durchschnittlich nach 9 Tagen.

---

1) Daß sich die Blätter mit Stiel bewurzeln, hat Lindemuth schon festgestellt (l. c. 1903, pag. 4). Ergänzend sei bemerkt, daß die Wurzeln der Blätter zumeist unmittelbar aus der Schnittfläche, in wenigen Fällen auch oberhalb derselben aus dem Stiel entsprangen.

Balsaminaceae.

Impatiens Balsamina L. Nach 4 Wochen waren bei 35 von 50 Blättern etwas oberhalb der Schnittfläche des Stieles und bei denen ohne Stiel auch auf der Oberseite der Lamina wenige schwache Wurzeln zu konstatieren.

Violaceae.

Viola odorata L. Weder bei den 40 Stecklingen, die im Frühjahre, noch bei 30 Blättern, die im Herbst kultiviert wurden (ob mit oder ohne Stiel), kam es zur Wurzelbildung. Nach 6 Wochen waren alle verwelkt.

Myrtaceae.

Eucalyptus Globulus Lab. Während die eine Hälfte von 40 Blättern schon nach 12 Tagen eingegangen war, hatte sich die andere 9 Wochen unter Bildung eines ansehnlichen Kallus gehalten.

Oenothereae.

Oenothera biennis L. Alle 30 Rosettenblätter verwelkten innerhalb 14 Tagen.

Fuchsia chinensis R. P. Die mit Stiel gesteckten 30 Blätter brachten durchgehends innerhalb 4 Wochen einen Kallus zur Ausbildung, aus welchem zahlreiche kräftige Wurzeln entsprangen. Die 20 ohne Stiel kultivierten Stecklinge produzierten einen kleineren Kallus; die Wurzeln traten bei den meisten Blättern aus diesem, bei mehreren aber auch auf der Ober- sowie Unterseite der Lamina hervor.

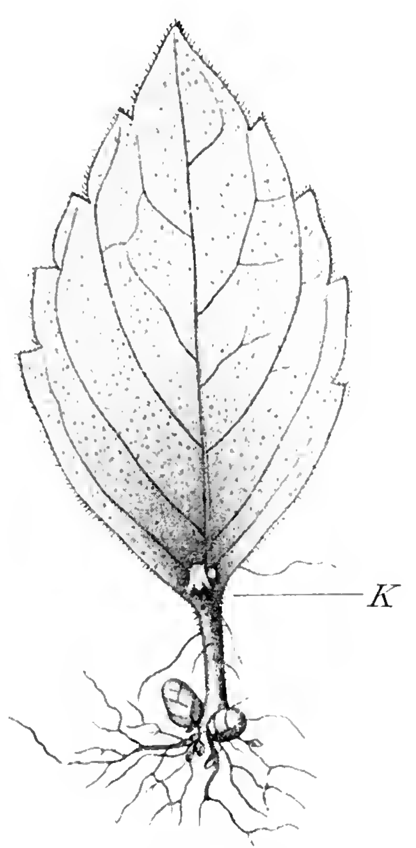


Fig. 3.
Achimenes rosea (2/1).
K Knospe.

Umbelliferae.

Apium graveolens L. 19 der 20 Stecklinge trieben innerhalb 3 Wochen zahlreiche kräftige Wurzeln. Nach einjähriger Versuchsdauer sind mächtige kallöse Wucherungen zur Ausbildung gekommen. Auch einzelne Blattabschnitte bewurzelten sich; ein solches Objekt ist noch jetzt — $12^1/_2$ Monate alt — frisch.

Daucus carota L. Schon nach 3 Tagen waren alle 40 Blätter verwelkt.

Gesneriaceae. [1]

Naegelia zebrina Regel; *Achimenes candida* Lindl. (= *Diastema pictum* Regel); *Achimenes rosea* Lindl. (Fig. 3). Diese Arten zeichnen sich bekanntlich dadurch aus, daß sie normaler Weise an ihren unterirdischen Organen „Zwiebelsprosse“ [2])

---

1) Die bei dieser Familie erzielten Resultate stellte mir Herr Privatdozent Dr. W. Figdor behufs Ergänzung vorliegender Ausführungen zur Verfügung. — Auch sei bemerkt, daß die Zwiebelsprosse von Haage & Schmidt in Erfurt bezogen wurden. — In der gärtnerischen Praxis ist die Vermehrung der Gloxinien durch Blätter seit langem bekannt und in Gebrauch. Bezüglich des Auftretens von Adventivbildungen bei *Monophyllea Horsfieldii* R. Br. vergl.: W. Figdor, Über Restitutionserscheinungen an Blättern von Gesneriaceen. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1907, Bd. XLIV, pag. 41.

2) Dieser Ausdruck wurde gewählt in Anlehnung an Fritsch's Vorschlag. Vergl.: Fritsch, K., Die Keimpflanzen der Gesneriaceen. Jena 1904 (Fischer), pag. 125.

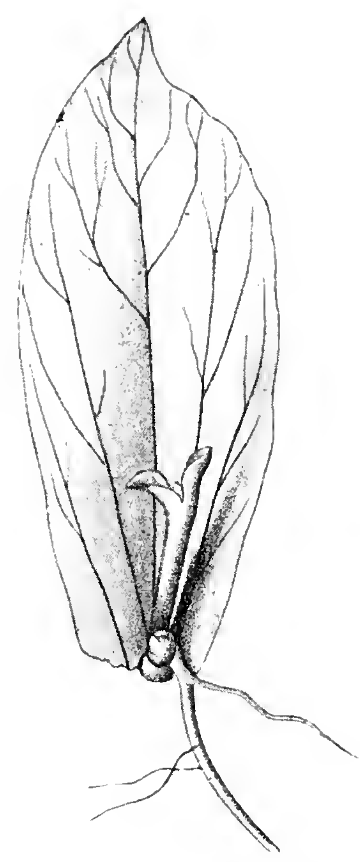


Fig. 4. Anagallis grandiflora (3/1).

ausbilden, welche als Vermehrungsorgane dienen. Isolierte Blätter der genannten, sich eben zum Blühen anschickenden Pflanzen brachten es in 5 Wochen durchgehends zur Bewurzelung und Bildung von Zwiebelsprossen an der Basis des Blattstieles [1]). Die Insertionsstellen lagen in der Schnittfläche selbst oder am Rande derselben. Bei Achimenes rosea [2]) hatte ein Exemplar außer Wurzeln und Zwiebelsprosse auch noch am Stielpunkt der Blattspreite eine kleine Knospe (Adventivbildung), *K* der Fig. 3, hervorgebracht.

Ericaceae.

Loiseleuria procumbens Desf. Die 20 Stecklinge hielten sich $2^1/_2$ Monate, verwelkten aber schließlich doch, ohne sich bewurzelt zu haben.

Primulaceae.

Lysimachia Nummularia L. Sowohl die mit, als auch die ohne Blattstiel kultivierten Stecklinge (je 30) zeigten nach 7 Wochen durchgehends Wurzeln. Diese traten teils an der Schnittfläche, jedoch auch etwas höher am Blattstiel und auf der Oberseite der Lamina über dem Mittelnerv auf.

Anagallis grandiflora Andr. (Fig. 4). Von den 30 Stecklingen waren während 7 Wochen 24 bewurzelt und ein Exemplar produzierte nach 6 Wochen aus der Schnittfläche einen Sproß.

Cyclamen persicum Mill. Keiner der 100 Stecklinge konnte zum Bewurzeln gebracht werden. Die meisten hielten sich 3, mehrere auch 4—5 Monate, produzierten aber bloß einen mächtigen Kallus. Bei 2 Versuchsserien (und zwar dienten hierzu je 30 Kotyledonen dieser Art, welche im September und November 1906 kultiviert wurden), erzielte ich auch keine Wurzelbildung, während bei einer im Februar 1907 begonnenen Serie von 40 Stück 30 derselben kräftige Wurzeln hervorbrachten. Die beginnende Bewurzelung bemerkte ich nach 3 Wochen.

Gentianaceae.

Limnanthemum nymphoides Lk. Alle 20 Stecklinge verwelkten innerhalb 10 Tagen.

Asclepiadaceae.

Ceropegia Woodii Schlechter. (Fig. 5). Von 60 Blättern wurde die eine Hälfte mit, die andere ohne Stiel gesteckt. 48 Exemplare trieben Wurzeln. Diese traten meist aus der Schnittfläche hervor, entsprangen bei den gestielten aber auch entlang des Blattstieles und bei einigen ungestielten auf der Oberseite der Lamina

1) Ein gleiches Verhalten stellte auch Goebel bei Achimenes (Gartenhybride) fest. Vergl. dessen Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, pag. 191.

2) Die zur Aufzucht verwendeten Zwiebelsprosse waren als solche von *Trevirania rosea* bezeichnet.

über einem Seitennerv. Die vor 2 Jahren gesteckten Blätter haben bis zum Abschluß[1]) dieser Ausführungen relativ große Knollen produziert und die Blattdicke

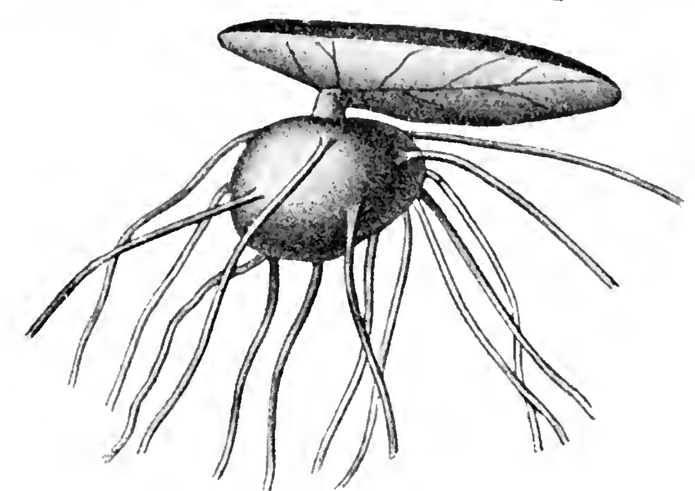


Fig. 5. Ceropegia Woodii ($\frac{1}{1}$).

hat merklich zugenommen; die Objekte haben sich sehr frisch erhalten. Wurde der Blattstiel der Länge nach gespalten, so entwickelten sich 2 Knöllchen.

Convolvulaceae.

Convolvulus arvensis L.; *C. tricolor* L. Bei beiden Arten gingen die Stecklinge (je 10) während 12 Tagen ein.

Polemoniaceae.

Cobaea scandens Cav. Sowohl bei den 20 ganzen Blättern als auch den 30 Blättchen entwickelte sich innerhalb 6 Wochen ein großer Kallus, aus dem zahlreiche und kräftige Wurzeln, deren erste ich nach 12 Tagen sah, entsprungen waren. Ergänzend sei bemerkt, daß sich auch eine Blattranke dieser Art bewurzelte.

Borraginaceae.

Myosotis palustris With. Innerhalb 5 Wochen konnte ich bei allen 20 Stecklingen Wurzeln feststellen; diese traten aus der Schnittfläche und bei einem Exemplar auch oberhalb derselben an einer Gabelungsstelle zweier Blattnerven hervor.

Verbena officinalis L. 32 von 40 Stecklingen hatten sich in 12 Tagen an der Schnittfläche bewurzelt.

Labiatae.

Glechoma hederacea L. Alle 40 Blätter wiesen nach 4 Wochen — und zwar ansnahmslos an der Schnittfläche — Wurzeln auf, deren erste nach 14 Tagen bemerkbar war.

Lamium purpureum L. In 4 Wochen hatten von 50 Stecklingen 40 derselben einen ansehnlichen Kallus und an der Seite des Stieles reichliche Bewurzelung beobachten lassen. 10 Exemplare gingen in 14 Tagen zugrunde. Die ungestielten Blätter erzeugten einen Kallus, aus dem einige schwache Wurzeln hervortraten.

Leonurus Cardiaca L. Von 50 Blättern brachten es 45 in 22—28 Tagen zur Wurzelbildung. Die Wurzeln traten nicht bloß am Kallus der Schnittfläche, sondern auch auf der Oberseite der Lamina über einem Seitennerv hervor.

---

1) Inzwischen fand die gleichen Resultate auch E. Glabisz, Morphologische und physiologische Untersuchungen an *Ceropegia Woodii* Schlechter. Beihefte zum Bot. Zentralbl. 1908, Bd. XXIII, pag. 65. Nur muß ich — im Gegensatz zu Glabisz (l. c. pag. 132) — bemerken, daß die Knöllchenbildung der Wurzelbildung nicht immer voran geht; nicht selten tritt auch das Gegenteil ein.

Mentha aquatica L. Von 50 Stecklingen (mit und ohne Stiel) trieben 40 Wurzeln. Diese entsprangen bei den gestielten teils an der Schnittfläche, teils etwas oberhalb derselben auf der Oberseite des Blattstieles, bei denen ohne Stiel unweit der Schnittfläche auf der Oberseite der Lamina über dem Mittelnerv. Die ersten Wurzeln waren erst nach 3 Wochen sichtbar.

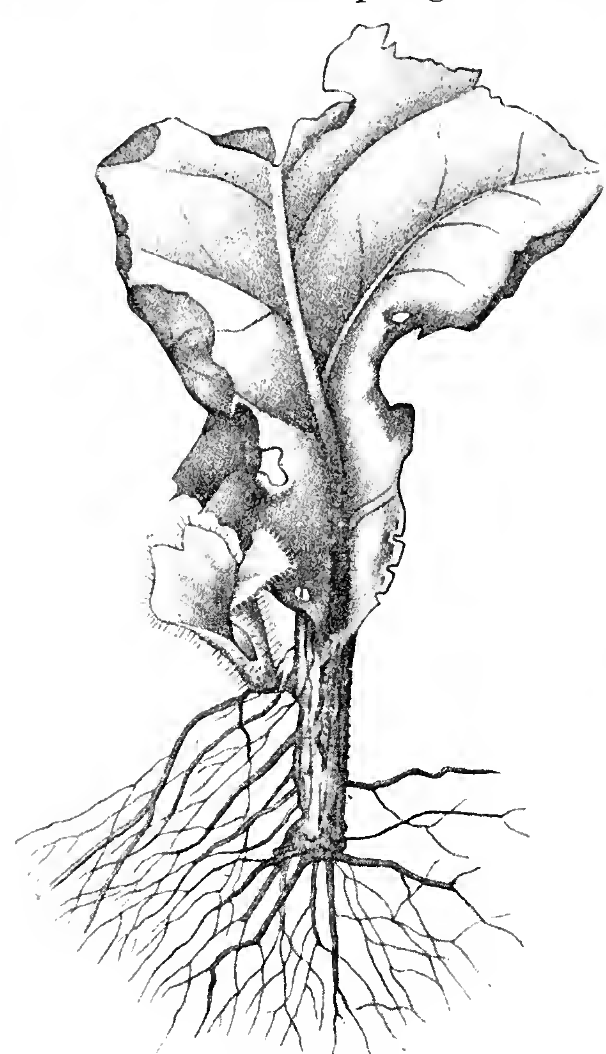


Fig. 6. Solanum nigrum ($\frac{1}{1}$).

Solanaceae.

Diese Familie bot die günstigsten Ergebnisse. Es versagte nicht nur keine Spezies, sondern auch die einzelnen Stecklinge bewurzelten sich — von wenigen Ausnahmen abgesehen — durchgehends in relativ kurzer Zeit. Das Wurzelsystem wurde ein überaus reichverzweigtes und die Tendenz zur Sproßbildung ist eine auffallende [1]). Der Beginn der Bewurzelung war bei allen Spezies nach längstens 10 Tagen bemerkbar.

Petunia violacea Lindl. Alle 40 Stecklinge hatten sich in 13 Tagen an der Schnittfläche reichlich bewurzelt.

Solanum nigrum L. (Fig. 6). Die 40 Stecklinge waren ungemein widerstandsfähig; sie zeigten eine überaus reiche Bewurzelung, welche aus der Seite des Blattstieles ihren Ursprung nahm, und eine entschiedene Neigung zur Sproßbildung. Die überwinterten Stecklinge besaßen im Frühling eine verdickte Lamina und anfangs Juni — 10 Monate nach dem Stecken — entstand an der Seite des Blattstieles (nicht aus der Schnittfläche) ein Sproß.

Solanum tuberosum L. In 14 Tagen brachten es alle 50 Blätter zur Wurzelbildung. Die Insertionsstellen lagen teils in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche, teils entlang des Blattstieles. [2])

Nicotiana auriculata Agardh.; *Nicotiana Tabacum var. auriculata* Bert.; *Nicotiana affinis* Hart. Je 40 Stecklinge dieser Spezies ließen ebenfalls eine äußerst günstige Wurzelbildung erkennen und fast jeder Steckling produzierte einen Sproß. 3 Blätter verfaulten in 4 Tagen; alle anderen bewurzelten sich, bei den ersten beiden Arten reichlicher als bei der dritten. Bei dieser traten dagegen die Sprosse schon nach 3 Monaten auf, während die beiden ersten Spezies 11 Monate auf solche warten ließen. Bei 5 Stecklingen von *Nicotiana affinis* und *Nicotiana Tabacum var. auriculata* modifizierte ich die Versuchsanstellung etwas. Es wurde nämlich dem abge-

---

1) Winkler hat ähnliche Verhältnisse bei Solanaceen beobachtet. Vgl.: Winkler, H., Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. d. D. B. G. 1907, Bd. XXV, pag. 568.

2) Gleiche Resultate erzielte bei dieser Art inzwischen auch E. Kupfer, Studies in plant regeneration. New York Botanical Garden 1907, pag. 218. — An einem Exemplar beobachtete Kupfer auch Sproßbildung.

schnittenen Blatte aus der Mittelrippe ein keilförmiges Stück herausgeschnitten, jedoch so, daß die Leitungsbahnen nicht ganz unterbrochen waren[1]). Es kamen nun nicht an der Schnittbasis des Blattes Wurzeln zur Ausbildung, sondern aus der genannten Schnittfläche der Mittelrippe; sie waren aber nur in geringerer Zahl vorhanden und schwach.

Cestrum Parqui Hér. Von 50 Blättern versagte nur ein Exemplar. Bei den gestielten Objekten traten die sehr kräftigen Wurzeln an der Seite des Stieles in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche auf. Die ungestielten Blätter wiesen sowohl an der Schnittfläche als auch auf der Unterseite der Lamina seitwärts der Mittelrippe zahlreiche Wurzeln auf. Letztere waren allerdings viel schwächer als die aus der Schnittfläche entsprungenen. Die ersten Wurzelanlagen bemerkte ich nach 12 Tagen. Ein Blattsteckling, der seit 1½ Jahren in Kultur stand, ist erst knapp vor Abschluß dieser Arbeit eingegangen.

Scrophulariaceae.

Linaria Cymbalaria Mill. In 4 Wochen zeigten die 40 Blätter zahlreiche, der Schnittfläche entsprungene Würzelchen, deren erstes nach 16 Tagen bemerkt wurde.

Mimulus quinquevulnerus. Die Bewurzelung war bei allen 20 Stecklingen schon nach 9 Tagen zu konstatieren und ein Blatt produzierte wenige Tage später einen Sproß.

Orobanchaceae.

Lathraea Squamaria L. Alle 40 schuppenartige Blätter waren nach 3 Wochen verfault.

Acanthaceae.

Goldfussia glomerata Nees.; *G. isophylla* Nees.; *Strobilanthes Deyerianus* Hart.; *Sericographis Mochickii* Nees.; *Gendarussa vulgaris* Nees.; *Eranthemum nervosum* R. Br.; *Beloperone Amherstiae* Nees. Nach 18 Tagen war bei diesen 7 Arten die Bewurzelung bemerkbar; nach 9 Monaten konnten äußerst reichliche Wurzelnetze konstatiert werden; teils war die Schnittfläche, teils die Seite des Blattstieles der Ursprungsort dieser.

Plantaginaceae.

Plantago maior L. Die Neigung zur Wurzelbildung war gering. Von 20 Stecklingen brachten es innerhalb 7 Wochen nur 2 Exemplare zu spärlichen schwachen Wurzeln aus der Schnittfläche.

Cucurbitaceae.

Cucumis sativus L. Nach 7 Wochen war von 30 Blättern bei 21 derselben Wurzelbildung zu konstatieren, und zwar bei den jüngeren auf der Schnittfläche, bei den älteren auch entlang des ganzen Blattstieles.

Sicyos angulata L. 24 der 30 Blätter wiesen — wie auch die vorhergehende Spezies — schon nach 9 Tagen beginnende Bewurzelung auf. Bei dem weitaus größeren Teile der Blätter trug nicht die Schnittfläche, sondern die ganze Länge des Blattstieles die Insertionsstellen der Wurzeln.

---

1) Das Blatt bettete ich mit der Basis sehr schräg in den feuchten Sand und suchte es mit der Unterseite vermittelst Glasklammern an demselben festzuhalten.

Compositae.

Von 8 benützten Arten brachten 5 derselben bewurzelte Blätter hervor und zwar fast durchgehends 90 % der Blattstecklinge.

Aster chinensis L. Nach 9 Wochen zeigten die Stecklinge — je 30 mit und ohne Stiel — wenige schwache Würzelchen, welche nicht aus der Schnittfläche, sondern seitlich etwas höher aus dem Stiel hervorgewachsen waren.

Galinsoga parviflora Cav. Innerhalb 12 Tagen hatten sich alle 100 Blattstecklinge — 50 mit und 50 ohne Stiel — bewurzelt. Die Wurzeln traten aus der Schnittfläche und entlang des Stieles hervor.

Achillea Millefolium L. Nach 6 Wochen konnten zwar bei 54 der 60 Stecklinge Wurzeln, aus der Schnittfläche hervorgegangen, konstatiert werden; diese waren jedoch in geringer Zahl vorhanden und sehr schwach.

Matricaria inodora L. Alle 60 Stecklinge bewurzelten sich während 14 Tagen, desgleichen auch die 20 Blattabschnitte. Die Wurzeln kamen durchwegs aus der Schnittfläche.

Dahlia variabilis Desf. Die 40 Blätter hielten sich 2 Monate, bis sie unbewurzelt zu welken begannen.

Calendula officinalis L. Nach 14 Tagen hatten zwar von 30 Stecklingen 24 derselben an der Schnittfläche Wurzeln produziert, dieselben waren aber in geringer Zahl und sehr schwach.

Cichorium Intybus L.; *C. Endivia* L. Alle 50 Stecklinge waren schon nach 8 Tagen eingegangen.

Taraxacum officinale Wb. Schon innerhalb 3 Tagen versagten alle 40 Blätter.

Wien, im Juli 1908.

Von der Chemotaxis der Lycopodium-Spermatozoiden.

Von **H. Bruchmann.**

(Mit einer Abbildung im Text.)

1. Die Literatur über die Reizerscheinungen freibeweglicher Sexualzellen der Archegoniaten hatte mir Herr Professor Correns in Leipzig gütigst überlassen, und durch Einsicht derselben fand ich Anregung das noch unbekannte Reizmittel der Lycopodium-Spermatozoiden zu erforschen.

Nach den Beobachtungen Hansteins[1]) für Marsilia und besonders Strasburgers[2]) für Moose und Farne wurde zuerst festgestellt, daß von den aus dem Halse der reifen, geöffneten Archegonien hervortretenden schleimigen Substanzen auf die Spermatozoiden eine anziehende Reizwirkung ausgeübt wird, somit eine Anziehung zwischen Eizellen und Samenfäden stattfindet. Pfeffers[3]) grundlegende Untersuchung über die lokomotorischen Reizbewegungen durch chemische Reize bahnte den Weg zur Erkenntnis der Gesetzmäßigkeit der chemotaktischen Reizbewegung der männlichen Sexualzellen. Pfeffer füllte, den Archegonien nachahmend, einseitig zugeschmolzene Glaskapillaren mit Lösungen von Stoffen und führte dieselben mit ihrer Mündung in Wasser, in welchem sich Samenfäden bewegten. So ermittelte er die Reizmittel, welche für die Vereinigung von Sexualzellen der Archegoniaten bedeutungsvoll sind. Er entdeckte, daß die Samenfäden der Farne durch **Apfelsäure** angelockt werden, ebenso auch die der Selaginellen, dagegen fand er, daß die Spermatozoiden der Laubmoose auf **Rohrzucker** reagieren. Die Reizmittel weiterer Abteilungen der Archegoniaten konnten aber nicht ermittelt werden, obgleich eine große Anzahl chemischer Stoffe in Frage gestellt wurden. Erst neuere Arbeiten ergänzten Pfeffers Untersuchungen.

Lidforß[4]) fand, daß für die Spermatozoiden der Lebermoose, speziell für die von Marchantia polymorpha, **Proteïnstoffe** als spezifisches

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. IV, pag. 219.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. VII, pag. 402.

3) Untersuchungen a. d. bot. Inst. zu Tübingen 1884, Bd. I, pag. 363; 1888, Bd. II, pag. 654.

4) Lidforß, Über die Reizbewegung der Marchantia-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, pag. 65.

Reizmittel wirksam sind. Shibata[1]) ermittelte, daß auf die Samenfäden von Isoëtes, wie auf die der Farne, die Apfelsäure eine anziehende chemische Reizbewegung ausübt, aber gegenüber den beiden aus der Apfelsäure gewonnenen Körpern Maleinsäure und Fumarsäure sich unterschiedlich verhalten. Die Isoëtes-Spermatozoiden reagieren außer auf Apfelsäure auch auf Fumarsäure und nicht auf Maleinsäure, sie sind somit „fumarophil" im Gegensatze zu denen der Farne, die nicht auf Fumarsäure, aber auf Maleinsäure reagieren, daher als „maleïnophile" bezeichnet werden. Ferner erforschte Shibata[2]) noch, daß auch die Spermatozoiden von Salvinia der Apfelsäure angepaßt und auch, wie die der Farne, „maleïnophil" sind. Für die Samenfäden von Equisetum stellte Shibata[3]) die Apfelsäure als Reizmittel fest. Aber entgegen denen der schon genannten Pteridophyten sind sie weder durch Maleinsäure noch durch Fumarsäure reizbar.

Somit wissen wir, daß es für die Samenfäden der beiden Abteilungen der Moose, die Laub- und Lebermoose, die beiden verschiedenen Reizmittel: Zucker und Eiweißstoffe gibt, dagegen ist für die Sexualzellen der Hauptabteilungen der Farne nur die Apfelsäure als spezifisches Reizmittel bekannt. Von der Gattung Marsilia, deren Spermatozoiden nicht auf Apfelsäure reagieren, konnte das die anlockende Wirkung ausübende Mittel noch nicht festgestellt werden; auch ist die Chemotaxis der Spermatozoiden saprophytischer Prothallien, also auch die von Lycopodium, welche gewiß von hohem Interesse ist, bis dahin unbekannt geblieben.

* * *

2. Die Vorbereitung zum Studium der Chemotaxis der Samenfäden von Lycopodium, nämlich die Gewinnung von Versuchsmaterial, also von Prothallien dieser Gattung, hat mir die größte Schwierigkeit bereitet. Ich habe nach diesen Gebilden im Thüringerwalde im Monat Juli dieses Jahres eine ganze Woche suchen müssen, um solche in genügender Anzahl zu gewinnen, und fand doch nur die von Lycopodium clavatum. Diese Prothallien zog ich dann, auf Walderde gelegt, in Glasnäpfchen unter einer Glasglocke, wo sie, feucht gehalten, recht gut fortkamen, und mit der Lupe auf ihr Verhalten leicht geprüft werden

---

1) Shibata, Studien über die Chemotaxis der Isoëtes-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLI, Heft 4.

2) Shibata, Studien über die Chemotaxis der Salvinia-Spermatozoiden. Vorläufige Mitteilung. The Botanical Magazine 1905, Vol. XIX, Nr. 219.

3) Shibata, Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von Equisetum. Vorläufige Mitteilung. The Botanical Magazine 1905, Vol. XIX, Nr. 223.

konnten. Am Lichte ergrünen die Prothallien namentlich an ihren jungen generativen Teilen; ich brachte aber in Erfahrung, daß sie für unsere Untersuchungszwecke besser dunkel zu kultivieren sind. Solche Gebilde mit gut entwickelten Antheridienhöckern legte ich nun, nachdem sie einige Tage vorher nur mäßig feucht gehalten waren, mit ihrem generativen Teile in einen großen Wassertropfen auf den Objektträger, worauf dann immer nach einigen Minuten die Spermatozoiden in reicher Anzahl hervortraten. Brachte ich darauf dieses Prothallium auf kurze Zeit noch in den Wassertropfen eines zweiten, dann auch dritten und vierten Objektträgers, so konnte ich für nacheinander vorzunehmende Untersuchungen eine Reihe guter Präparate mit zahlreichen Samenfäden gewinnen. Das gleiche Prothallium, auf sein Erdbett zurückgebracht, konnte dann nach einigen Tagen aus den nachgereiften Antheridien aufs neue reiches Spermatozoidenmaterial liefern. So sind also diese Prothallien in der Hergabe von Spermatozoiden ein recht dankbares Untersuchungsmaterial, und ganz erschöpfte Prothallien lassen sich, in Walderde eingebettet, recht lange weiter kultivieren. Die Spermatozoiden leben etwa eine halbe Stunde im freien Wassertropfen, wenn sie recht gesund sind. Als ich einmal zu feucht gebettete Prothallien durch Besonnung trockener werden ließ, um sie zur Entlassung ihrer Samenfäden geneigter zu machen, erhielt ich meist abgestorbene oder kurzlebige, woraus ich erfuhr, daß das direkte Sonnenlicht schädlich auf die Lebensfunktionen dieser Spermatozoiden einwirkt.

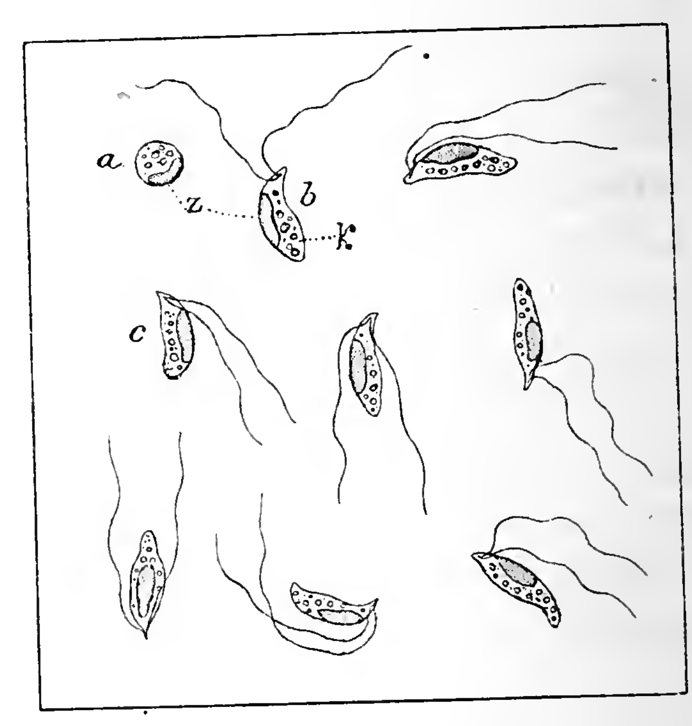
Zu den Versuchen wurden nach Pfeffers Vorbild die durch Ausziehen von Glasröhren an der Gasflamme gewonnenen Kapillaren benutzt. Solche von etwa 0,1—0,15 mm Lichtdurchmesser in 10 bis 15 mm Länge zerschnittene und einseitig zugeschmolzene Kapillaren tauchte ich in kurzen Präparatenzylindern in die zur Untersuchung zu verwendenden Flüssigkeiten unter und beschickte sie damit unter dem Rezipienten einer Luftpumpe. Diese Präparatenzylinder, aus welchen die gefüllten Kapillaren mittels einer Pinzette leicht entnommen werden konnten, wurden mit Pfropfen geschlossen und zum bequemen Gebrauche bereit gehalten.

* * *

3. Die Spermatozoiden unserer einheimischen Lycopodium-Arten sind von mir schon an anderer Stelle beschrieben[1]). In den

1) Bruchmann, Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien, pag. 31 u. 67, Taf. III, Fig. 11.

reifen Antheridien quillt durch Wasseraufnahme die schleimige Membran der reifen Spermatozoiden-Mutterzellen auf, ihre Volumenzunahme drückt die freie Wand des Antheridiums hervor und die verschleimte Deckzelle weg, so daß die Spermatozoiden-Mutterzellen ins Freie gelangen. Hier quellen ihre Membranen völlig auf, die Samenfäden machen sich frei und wirbeln alsbald mit großer Geschwindigkeit in Schraubenlinien umher.



Spermatozoiden von Lycopodium clavatum. *a*, *b* und *c* durch Fixierung gewonnene Formen. *z* Zellkern, *k* kleine sich durch Jod blau und gelb färbende Körperchen. Vergr. 580.

Die Spermatozoiden von Lycopodium nehmen eine von der der übrigen Pteridophyten sehr abweichende Gestalt an. Sie stellen eigenartige, an die Schwärmsporen einiger Algen erinnernde, farblose Zellen dar von länglich eiförmiger und schwach gekrümmter Gestalt (vgl. nebenstehende Figur). Sie haben durchschnittlich 10 μ Länge bei 4 μ querem Körperdurchmesser, erhalten aber nach der Abtötung eine etwas gedrungenere Form. Die Spermatozoidenzelle ist von einer dichteren Plasmamembran umgeben und besitzt einen größeren, flachovalen, konkavkonvexen Zellkern, der mit seiner gewölbten Fläche der Rückenseite der Spermazelle anliegt (*z* in Fig. *a* u. *b*), ferner noch eine Anzahl kleiner rundlicher Körperchen von unterschiedlicher Größe, welche durch Jod blau und gelb gefärbt werden (*k* in Fig. *b*). Sie entsprechen den Körnchen anderer Samenfäden, die diese in den ihnen anhängenden Bläschen mitführen. Das vordere Ende unserer Spermatozoiden läuft zu einem schnabelförmigen Spitzchen aus, in dessen Nähe zwei längere, etwa 30 μ messende Zilien entspringen, die aber in ihrem lebhaften Bewegungsspiele schwer erkennbar sind. Die den Zellkern führende Seite, die Rückenseite des Spermatozoids, ist bei der Rotation desselben um eine imaginäre Achse immer nach außen gewendet.

* * *

4. Die Untersuchung unserer Spermatozoiden auf ihre Chemotaxis gestaltet sich sehr einfach. Man hat ja nur die von der zu versuchenden Lösung beschickten Kapillaren mit dem offenen Ende in die Wassertropfen zu bringen, in welchen sich die Samenfäden bewegen. Die mikroskopische Beobachtung solches offenen oder auch mit kleinem Deckglas bedeckten Wassertropfens kann am Tageslichte vorgenommen

werden. Einige vom Prothallium abgelöste Sandkörner erhält man zwar meist immer in den Präparaten, allein sie stören die Untersuchung nicht, und schon eine mäßige (z. B. 52fache) Vergrößerung läßt eine gute Übersicht über die Vorgänge in solchen Objekten gewinnen, welche ja dann auch für eine genauere Prüfung von Einzelheiten mit stärkeren Vergrößerungen verwendbar sind.

Die großen Abteilungen der Farnpflanzen stimmen darin überein, daß für ihre Samenfäden die Apfelsäure als chemotaktisches Reizmittel gilt. Auch ist die Apfelsäure das spezifische Reizmittel für die Samenfäden von Selaginella und Isoëtes, also von zwei Pflanzengruppen, welche mit der von Lycopodium im System zu einer Hauptgruppe vereinigt wird; somit ist anzunehmen, daß auch die Lycopodium-Spermatozoiden der Reizbarkeit durch Apfelsäure angepaßt sein werden.

Ich bot ihnen daher zunächst apfelsaures Natrium in 0,1 %iger Lösung dar, aber unsere Spermatozoiden ließen die damit gefüllten Kapillaren unbeachtet; zufällig kamen zwar zuweilen einzelne hinein, schwammen aber auch wieder hinaus. Auch vermochte das gleiche Salz in anderen Lösungsprozenten keine anziehende chemische Reizwirkung auf diese Samenfäden auszuüben. Dieser überraschende negative Erfolg ließ nun die Vermutung aufkommen, daß die Erscheinung vielleicht geringwertigen Apfelsäurepräparaten zuzuschreiben sei, allein auch aus verschiedenen chemischen Fabriken stammende erzielten die gleichen Resultate, welche ich auch erhielt, wenn ich diesen Samenfäden mit Wasser beschickte Kapillaren darbot. Auch mit dem Natriumsalz der Maleinsäure und Fumarsäure wurden keine Reizbewegungen dieser Samenfäden gewonnen. Damit ergab sich ein wichtiges

a) negatives Resultat: **Die Apfelsäure ist nicht das chemotaktische Reizmittel der Lycopodium-Spermatozoiden.**

Nun prüfte ich die Reizmittel anderer Archegoniatengruppen durch, zunächst das der Samenfäden der Laubmoose, welche nach Pfeffer ausschließlich auf Rohrzucker reagieren. Es konnte aber weder durch **Rohrzucker**, noch durch **Traubenzucker** oder **Milchzucker**, welche in Lösungen von 0,1 % durch Kapillaren wie die apfelsauren Salze den Samenfäden dargeboten wurden, Reizwirkungen erzielt werden.

Auch die Proteinstoffe, welche nach Lidforß das spezifische Reizmittel für die Samenfäden der Lebermoose, speziell der Marchantia polymorpha, sind, habe ich in Frage gezogen. Dargeboten wurden den Spermatozoiden von Lycopodium: **Albumin aus Eiweiß, Albumin aus Blut, Hühnereiweiß, Legumin, Proteïn aus Pflanzen, Hämoglobin, Diastase, Nukleïn** in verdünnten Lösungen, aber auch keines dieser Mittel erwies sich wirksam.

Nachdem so alle für die Archegoniaten-Samenfäden als Reizmittel bekannten Körper vergeblich an denen der Lycopodien geprüft waren, mußte wohl die Vermutung erwogen werden, ob nicht die in Frage stehenden Samenfäden eines Reizmittels gänzlich entbehren, und ob nicht etwa bei diesen in sehr großer Anzahl erzeugten Organismen lediglich der Zufall die Befruchtung der Archegonien ermöglicht. Zur Lösung dieser Frage versuchten wir unsere Spermatozoiden mit einer Flüssigkeit zu reizen, welche aus dem Prothallium selbst gewonnen war. Stücke von Prothallien, welche namentlich ihren generativen Teilen entnommen waren, wurden gut zerkleinert, in wenig Wasser abgekocht und die gewonnene und filtrierte Lösung in Kapillaren den Spermatozoiden dargeboten, worauf dann ein Wunder geschah. Es zeigte sich sofort das überraschende und überaus fesselnde Bild einer anziehenden chemischen Reizwirkung unserer Lycopodium-Spermatozoiden. Sehr schnell war eine große, in lebhaftem Durcheinander sich bewegende Anzahl von ihnen vor der Kapillare versammelt, schwärmte alsbald in die Kapillare ein, und es füllte sich die Flüssigkeitssäule mit äußerst lebhaft durcheinander wimmelnden Spermatozoiden an, welche hier erst nach etwa drei Stunden abstarben. Somit ist die Tatsache ermittelt: Auch die Samenfäden von Lycopodium besitzen eine ausgesprochene chemotaktische Empfindlichkeit, und das wirksame Agens, welches aus dem Prothalliumkörper gewonnen werden kann, mußte durch weitere Experimente ermittelt werden.

Es wurden nun eine Reihe von Stoffen, welche im Pflanzenreiche vorkommen, zu Versuchen herangezogen, und zwar wieder in 0,1 %igen Lösungen:

Weinsaures Natrium, oxalsaures Natrium, essigsaures Natrium, ameisensaures Natrium, buttersaures Natrium, milchsaures Natrium, bernsteinsaures Natrium, Malonsäure, asparaginsaures Natrium, salizylsaures Natrium. Allen diesen Stoffen gegenüber aber zeigten sich die Samenfäden ganz indifferent.

b) Positives Resultat ergab endlich ein Versuch mit **zitronensaurem Natrium.**

Die Reizwirkung durch zitronensaure Salze und die freie Säure.

Als ich zu einem mit unseren schwärmenden Spermatozoiden erfüllten Wassertropfen eine Kapillare schob, welche 0,1 %ige Lösung von **zitronensaurem Natrium** enthielt, sah ich das hochinteressante typische Schauspiel einer chemotaktischen Reizwirkung auf die Lycopodium-Spermatozoiden sofort wieder eintreten, welches aber das durch den

Saft des Prothalliums hervorgerufene bei weitem übertraf, und immer wieder mit der gleichen Lösung hervorgezaubert werden konnte. Augenblicklich nehmen bei diesem Agens die regellos durcheinanderschwärmenden Samenfäden die aus der Kapillaröffnung hinausdiffundierende Flüssigkeit zum Ziele, steuern auf diese zu, sammeln sich hier in großer Zahl an und dringen sogleich in die Kapillare ein, wo alsbald die Flüssigkeit mit mehreren Hunderten äußerst lebhaft durcheinander wimmelnder Samenfäden erfüllt wird. Hier kann man dieses fesselnde Schauspiel mehrere Stunden beobachten. Während in der Außenflüssigkeit die Samenfäden schon längst abgestorben waren, lebten sie in der Kapillare noch fünf und mehr Stunden.

Zitronensaures Kalium hat bei gleicher Lösung die gleiche, ja vielleicht noch einige Grade günstigere Reizwirkung, und die Samenfäden lebten in einigen Fällen bis acht Stunden in solcher Kapillarflüssigkeit.

Zitronensaures Calcium und **zitronensaures Magnesium** sind in Wasser wenig löslich. Von einer Mischung, welche 100 g Wasser mit je 1 g dieser Salze ergaben, filtrierte ich die Lösung und beschickte damit Kapillaren. So erhielt ich wieder zwei vorzügliche chemische Reizmittel, welche, gleich den vorher erwähnten Salzen der Zitronensäure, als ein Lebenselixier die Lebenszeit dieser Samenfäden um das 10- bis 16fache der sonstigen Lebensdauer verlängerte. Auch ohne Anwesenheit der atmosphärischen Luftblase in den Kapillaren, also ohne eine Versorgung durch Sauerstoff, wurde die gleiche Wirkung erzielt.

Brachte ich in einen mit schwärmenden Spermatozoiden erfüllten Wassertropfen die vier Kapillaren mit den vier vorher erwähnten neutralen Salzen der Zitronensäure, so hatte in solcher Konkurrenz meist das zitronensaure Kalium den größten Erfolg in der chemotaktischen Anlockung und Ansammlung der Samenfäden, und dieselben gewannen auch in solcher Lösung die längste, bis etwa acht Stunden währende Lebenszeit.

Bei abnehmender Konzentration wird auch die Reizwirkung der alkalischen Salze unserer Säure herabgesetzt. Versuche mit 0,05 %igen Lösungen veranlaßten die typische Reizwirkung noch recht deutlich, weniger leisteten 0,01 und 0,005 %. Kaum merklich war die Wirkung von 0,001 %, und weitere Verdünnungen, z. B. solche von 0,0005 und 0,0001 %igen Lösungen, brachten keine erkennbaren Reizwirkungen mehr hervor, so daß also die untere Grenze einer noch zu bemerkenden Reizreaktion, also die Reizschwelle in dem zuerst von Pfeffer angewandten Sinne, auch für diese Samenfäden etwa bei 0,001 %igen Lösungen angenommen werden kann.

Höhere, über die bestwirkende 0,1 %ige Lösung unserer alkalischen Salze gehende Konzentrationen ergaben keine Steigerung der Reizwirkung. 0,5 %ige Lösungen veranlaßten noch eine recht zahlreiche Ansammlung der Samenfäden vor der Kapillare und zögerndes Eindringen in dieselbe, aber baldiges Absterben. Bei 1 %igen und weiter steigenden Konzentrationen macht sich eine repulsive Reizwirkung geltend. So werden bei 2 (auch 3—5) %igen Lösungen die angelockten und herbeieilenden Samenfäden an der Mündung der Kapillare abgestoßen. Sie prallen oder weichen hier zurück, wie wenn sie fortgeschleudert würden, und vermeiden das Eindringen in die Kapillare.

Auch mit der **freien Zitronensäure** habe ich Versuche angestellt. Pfeffer[1]) fand, daß bei den Farnsamenfäden die Apfelsäure im freien wie im gebundenen Zustande in gleich intensiver Weise als Reizmittel wirke. Nach Shibata[2]) aber wird die freie Apfelsäure schon in mäßiger Konzentration von den Isoëtessamenfäden gemieden. In niedrigeren Konzentrationen wirke sie gleich gut anziehend, wie die neutralen Salze.

Auf die Samenfäden von Lycopodium wirkt die freie Zitronensäure schon in 1 %iger Lösung stark impulsiv. Auch 0,1 %ige Lösung zeigt sich noch zu scharf und erzielt nicht die günstigen Resultate der gleichprozentigen Salzlösungen. Es sammeln sich zwar die Samenfäden in großer Zahl vor der Kapillare an, auch dringen viele in die Kapillare ein, sterben hier aber bald ab. Erst 0,01 %ige Lösungen, welche nur ganz schwach sauer reagieren, zeigen wieder, wie die 0,1 %igen Salzlösungen, das schöne Schauspiel der wunderbaren chemotaktischen Reizwirkung in vollendeter Form: wolkenartige Ansammlung vor der Kapillare und tiefes Eindringen in dieselbe. Die Lebensdauer ist aber wenig mehr als eine Stunde. 0,005- und 0,001 %ige Lösungen bewirkten noch sehr gute Reizwirkung, erzielten ein tiefes Eindringen der Samenfäden und gewährten auch denselben eine mehrstündige Lebensdauer. Ja 0,0005- und 0,0001 %ige Lösungen unserer Säure bewirkten zwar eine schwache, aber doch deutlich erkennbare Chemotaxis.

So leisten also die schwachen Lösungen unserer freien Zitronensäure mehr als die ihrer entsprechenden neutralen Salze. Auch die Reizschwelle der freien Säure liegt tiefer als die der Salze, sie dürfte etwa in 0,0001 %iger Lösung angenommen werden.

Auch die weiteren aus der Zitronensäure zu gewinnenden Säuren, nämlich die **Akonitsäure**, die **Zitrakonsäure**, die **Itakonsäure** und die

---

1) Pfeffer a. a. O., pag. 381 u. 479.

2) Shibata a. a. O., pag. 577.

Mesakonsäure wurden zu Versuchen mit Lycopodium-Spermatozoiden in 0,01 %igen Lösungen verwendet, aber sie übten keine bemerkenswerten Reizwirkungen aus. Die Akonitsäure wirkte giftig. Die Samenfäden, welche in die diffundierende Lösung einer mit dieser Säure beschickten Kapillare gelangten, starben alsbald.

* * *

5. Schluß. Aus den angeführten Versuchen ist zu folgern, daß die Zitronensäure in der freien Form oder auch in ihren Salzlösungen das spezifische Reizmittel der Samenfäden von Lycopodium darstellt, welches bei den Befruchtungsvorgängen den Archegonien als Lockmittel dient, das Einschwärmen der Samenfäden in das Archegonium und die Führung derselben zur Eizelle veranlaßt. Die große Anzahl von Halskanalzellen namentlich bei den Archegonien von L. clavatum, annotinum und complanatum verschafft ihnen das Lockmittel nicht nur in reicher Menge, sondern die langen Archegoniumröhren veranlassen auch ein langsameres Diffundieren und Sich-erschöpfen, was bei den Befruchtungsvorgängen, die sich innerhalb des Erdreichs abzuspielen haben, vorteilhaft sein dürfte.

Zwar kann die Zitronensäure in dem Inhalte der Archegonien oder auch in anderen Zellen des Prothalliums von Lycopodium nicht nachgewiesen werden, doch reagiert der Saft des Prothalliums schwach sauer. Denn drückt man abgebrochene oder abgeschnittene Prothalliumstücke auf blaues Lackmuspapier, so wird dieses mit der ganzen aufgedrückten Fläche des Prothalliums, also mit dem vegetativen sowohl als auch mit dem generativen Teile, schwach gerötet, wodurch die Gegenwart einer Säure in dem Prothalliumsafte erwiesen ist. Daß dies nur die Zitronensäure sein kann, muß wohl aus den Erfahrungen über die sehr ausgebildete Sensibilität der Samenfäden der Pteridophytengruppen für ihre spezifischen Reizmittel gefolgert werden. Wie Pfeffer die Spermatozoiden der Farne als ein empfindliches physiologisches Reagens auf Apfelsäure hinstellt, so sind die von Lycopodium als ein solches auf Zitronensäure zu verwerten, nur schade, daß sie nicht leicht zur Hand sein können.

Die Zitronensäure, welche durch die saprophytische Lebensweise dieser Prothallien als ein Stoffwechselprodukt aus dem Humus, vielleicht mit Hilfe des endophytischen Pilzes, gewonnen werden wird, dürfte dadurch, daß sie den Saft säuerlich macht, dem Prothallium einen guten Schutzstoff abgeben, nämlich ein Abwehrmittel gegen die Angriffe und Freßgelüste der im Humus lebenden Tiere. Nun kann auch angenommen werden, daß ein Teil der Zitronensäure des Prothalliums an Alkalien oder alkalische Erden, soweit solche aus dem Humus zu

erreichen waren, gebunden ist und in solcher Form, wie wir wissen, den Samenfäden ein Lebenselexier abgibt. Spektralanalytische Untersuchungen weisen solche nach.

Eine Sonderfärbung nimmt der Inhalt der alten Archegonien bei einer Zuckerprobe durch die Fehlingsche Lösung an; während in dem behandelten Prothalliumschnitte kein Zucker nachgewiesen werden konnte, färbte sich doch der schleimige Inhalt älterer Archegonien allein gelblich bis schwach rot.

Lidforß[1]) hebt hervor, daß die chemotaktische Empfindlichkeit der Samenfäden der Laubmoose, der Lebermoose und der Farne annähernd gleich groß sei. Auch die Samenfäden von Lycopodium äußern zu ihrem spezifischen Reizmittel in übereinstimmenden Konzentrationen mit denen der genannten Gruppen zumeist gleiche Empfindlichkeit. Auch hat bei ihnen das von Pfeffer[2]) für die Samenfäden in Anwendung gebrachte Webersche Gesetz, das Verhältnis zwischen Reizintensität und Reaktionsgröße, seine Gültigkeit. Bringt man diese Samenfäden in eine schwache Lösung eines zitronensauren Salzes als Außenflüssigkeit, so muß die Kapillarlösung, wenn sie eine neue Reaktion, also die Unterschiedsschwelle, erreichen soll, auch einen Reizzuwachs erhalten und etwa 30—40 mal so stark als die Außenflüssigkeit konzentriert werden.

Auch die Repulsivbewegungen gegen Säuren und Alkalien sind bei unseren Samenfäden vorhanden, wie es einige Versuche lehrten, doch lag es mir im weiteren fern, diese Samenfäden außerhalb des Rahmens ihrer natürlichen Bedingungen zu befragen.

Wenn nun von Shibata[3]) hervorgehoben wird, daß die gleiche hochausgebildete chemotaktische Empfindlichkeit der Samenfäden von den drei großen Pteridophytenklassen für die Apfelsäure eine bedeutungsvolle physiologische Tatsache sei, welche in eklatanter Weise den monophyletischen Ursprung des großen Pteridophytenstammes beweise, so stellt doch das abweichende Verhalten der Lycopodium-Spermatozoiden die Lycopodien nicht außerhalb solches Stammes, sondern läßt dies vielmehr als eine durch die saprophytische Lebensweise erworbene Abänderung ihrer auffallend gestalteten Prothallien deuten. Von Interesse wäre es auch, zu erfahren, was uns die Samenfäden der saprophytisch lebenden Prothallien der Ophioglossaceen in dieser Frage zu bekunden haben.

Gotha, im September 1908.

---

1) Lidforß a. a. O., pag. 80.
2) Pfeffer a. a. O., pag. 395; Shibata, Isoëtes-Spermatozoiden, pag. 572.
3) Shibata, Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von Equisetum. Vorläufige Mitteilung, pag. 81.

Die duktilen Pflanzenfasern, der Bau ihrer mechanischen Zellen und die etwaigen Ursachen der Duktilität.

Von **P. Sonntag.**

(Mit 8 Abbildungen im Texte.)

„Der normale Bast zerreißt sogleich, sobald die Spannung an der Elastizitätsgrenze merklich überschritten wird. Es kam mir öfters vor, daß ein Riemen bei 10 kg Belastung trotz mehrmaliger Wiederholung des Versuches und selbst bei längerem Hängenlassen des Gewichtes keine bleibende Verlängerung zeigte, aber bei 12—13 kg Belastung augenblicklich entzwei riß.“

„Die Natur hat offenbar ihre ganze Sorgfalt auf das Tragvermögen verwendet. Und mit Recht, denn das Festigkeitmodul kommt bei Konstruktionen tatsächlich gar nicht in Betracht, da jede Überschreitung der Elastitätsgrenze durchaus unstatthaft ist. Der größeren Sicherheit wegen wird nicht einmal das Tragmodul in seinem vollen Wert in Rechnung gebracht. So ist z. B. beim Bau eiserner Brücken nur eine Maximalspannung von 6—8 kg pro Quadratmilimeter, also ungefähr die Hälfte des wirklichen Wertes, als praktisch zulässig erkannt worden. So viel dürfte man den besseren Bastsorten jedenfalls auch zumuten.“

Diese Schwendener's klassischen Werke „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen“ (pag. 15) entnommenen Sätze weisen darauf hin, daß die meisten untersuchten Fasern, Stränge mechanischen Gewebes und auch das Holz der Bäume sich in seinen elastischen Eigenschaften von den Metallen wesentlich dadurch unterscheidet, daß eine Verlängerung über die Elastizitätsgrenze hinaus ganz unstatthaft ist. Es tritt sofort Bruch ein, ohne daß eine bleibende Verlängerung zu bemerken ist. Wie ganz anders sind da die Metalle, die man zu beliebig langen Drähten ausziehen kann, die sich walzen und strecken lassen, ohne ihre Kohäsion zu verlieren. Man denke nur an die ungeheure Geschmeidigkeit des Platins und des Goldes. Wenn nun auch fast alle untersuchten Pflanzenfasern diese Eigenschaft vermissen lassen, so sind dennoch im Laufe der Zeit auch einige Fasern bekannt geworden, deren mechanische Eigenschaften in gewissem Grade einem ausziehbaren Eisen- oder Kupferdrahte gleichen. Auch sie lassen sich durch starke Belastung ausziehen und gehen nicht mehr auf ihre ursprüngliche Länge zurück, also Überschreitung der Elastizitätsgrenze, ohne daß sofortiger Bruch eintritt. Tragmodul und Festigkeitsmodul fallen nicht zusammen.

In meiner Arbeit „Die Beziehungen zwischen Verholzung, Festigkeit und Elastizität vegetabilischer Zellwände“[1]) fand ich experimentell ein solches Verhalten bei den bekannten Fasern von Agave americana, Cocos nucifera und Caryota urens. Wie verschieden sich diese Fasern von dem „normalen“ Bast verhalten zeigen folgende zwei Tabellen, die uns einen normalen Bast von Cannabis sativa und einen abnormalen von der Kokosnußfaser vorführen. Dieselben sind meinen oben zitierten Untersuchungen entnommen (pag. 859 u. 864).

Cannabis sativa.

Nr.	Belastung kg	Länge mm	Nr.	Belastung kg	Länge mm	Verlängerung
1.	0,2	227,46	2.	0,7	227,87	0,41
3.	0,3	227,54	4.	0,8	227,90	0,36
5.	0,2	227,47	6.	1,0	—	0,385 Durchschn.
7.	0,2	227,41	8.	1,1	—	
9.	0,2	227,38	10.	1,2	—	
11.	0,2	227,38	12.	1,3	—	
13.	0,2	227,41	14.	1,4	—	
15.	0,2	227,40	16.	1,5	—	
17.	0,2	227,45	18.	1,6	gerissen!	

Cocos nucifera.

Nr.	Belastung kg	Länge mm	Nr.	Belastung mm	Länge mm	Verlängerung mm	Streckung	
							gesamte	vorübergeh.
1.	0,2	205,30	2.	0,5	208,30	3,00		
3.	0,2	205,75					0,45	—
4.	0,3	206,55	5.	0,6	213,65	8,35		
6.	0,2 (nach 20 Min.)	209,92					4,65	—
			7.	0,7 (45 Min.)	220,00	14,70		
8.	0,2 (20 Min.)	215,25					9,95	—
			9.	0,8 (45 Min.)	223,50	18,20		
10.	0,2 (20 Min.)	218,20					12,90	0,20
10a.	0,2 (20 Stdn.)	218,00						
			11.	0,9 (1 St. 30 M.)	237,70	32,40		
12.	0,2 (20 Min.)	230,80					25,50	6,90
			13.	1,0 (nach 4 Min.)	gerissen!			

Die Spalte 2 der beiden Tabellen läßt das verschiedenartige Verhalten der Bastfasern vom Hanf einerseits und Kokos andererseits so recht deutlich hervortreten. Während erstere bis unmittelbar vor dem Bruche vollständig elastisch bleibt und nach Abnahme der Gewichte sogleich wieder die ursprüngliche Länge annimmt (von den kleinen Abweichungen in der zweiten Dezimalstelle kann hier abgesehen werden),

1) Landw. Jahrb. 1892.

kann man bei letzterer sofort dauernde Verlängerungen beobachten, die vor dem Bruche ganz erhebliche (10 % übersteigende) Werte erreichen. Hier ergibt sich für den Festigkeitsmodul ungefähr ein doppelt so großer Wert wie für den Tragmodul (0,5:1 kg). Das Verhalten der Faser erinnert ganz an das der Metalle, sie ist duktil, d. h. sie kann auch über die Elastizitätsgrenze hinaus deformierenden Kräften nachgeben ohne zu zerreißen. Diese Eigenschaft ist auch als Geschmeidigkeit in rein physikalischem Sinne zu bezeichnen.

Wie die Faser der Kokosnuß so verhält sich auch diejenige von Caryota urens und Agave americana, natürlich mit Abweichungen in den größten Werten der Verlängerung. Für Agave hatte ich dies schon für den ausgetrockneten Zustand gefunden; und Schwendener[1]) konstatierte dann für die frische, wasserhaltige Faser 20/30 % Verlängerung.

Diese drei Fälle von duktilen Fasern standen bisher ziemlich isoliert da (vgl. Schwendener, l. c. pag. 244) und es ließ sich daher auch kein sicherer Schluß ziehen auf irgend einen Zusammenhang zwischen der Dehnbarkeit dieser Fasern und ihrer sonstigen Eigenart, besonders der Verholzung. In der Tat sind ja die drei Fasern sehr stark verholzt und ihr Gehalt an inkrustierenden Substanzen beträgt nach makrochemischen Bestimmungen, die ich früher ausführte, für Agave, Kokos und Caryota entsprechend 46,22:58,4:59,01 %. Auch ist bisher keine einzige unverholzte Faser bekannt geworden, die ein derartiges Verhalten, nämlich Duktilität, zeigte. Die größte Dehnbarkeit zeigte von unverholzten Fasern nach Schwendeners Untersuchungen (l. c.) immer noch Urtica (Laportea) canadensis mit 2,98/3,6 % im frischen Zustande, was zu den 20/30 % von Agave jedenfalls ein riesiger Abstand bleibt.

Aber die Hölzer unserer Waldbäume, deren physikalische Eigenschaften durch die Untersuchungen der Techniker genau bekannt sind, und die doch auch sehr stark verholzt sind, widersprechen hier der Meinung, daß die Duktilität von dem chemischen Prozeß der Verholzung in einfacher Weise abhängig ist. Es bleibt nur noch die Vermutung bestehen, da nämlich bei der Verholzung sehr verschiedenartige Stoffe in die Membran eintreten, daß es ein ganz spezieller Stoff aus der Menge der inkrustierenden Substanzen ist, der hier eine Rolle spielt. Ich habe diese Möglichkeit näher untersucht und es sollen die Resultate, welche, wie hier schon bemerkt werden mag, völlig negativ ausfielen, später mitgeteilt werden.

1) Ber. d. D. bot. Ges. 1894, pag. 243.

Bisher vorliegende Untersuchungen und weitere Fälle von duktilen Fasern.

Bevor näher auf die etwaigen Ursachen der Duktilität eingegangen werden kann, soll zunächst eine Übersicht über alle bisher bekannt gewordenen, genauer auf ihre Dehnbarkeit untersuchten Pflanzenfasern gegeben werden. Es ist das eine immerhin nicht unbeträchtliche Anzahl von Fasern, die sich aus langgestreckten, prosenchymatischen, verdickten Zellen, sog. Stereïden zusammensetzen, deren mechanische Eigenschaften nach den grundlegenden ersten Untersuchungen Schwendener's von einigen Schülern des verdienten Forschers weiter verfolgt wurden. Sodann soll eine ganze Zahl von weiteren Fällen von Duktilität bei Fasern bekannt gegeben werden. deren Feststellung mir gelungen ist.

Von älteren Untersuchungen, welche hier in Betracht kommen, sei erwähnt, daß schon durch die Untersuchungen von Weinzierl's[1]) bei einer Anzahl von Monokotylenfasern eine mehr als gewöhnliche Dehnbarkeit konstatiert wurden. Auch von einem Zusammenfallen der Werte für Tragmodul und Festigkeit kann in diesen Fällen keine Rede sein. Da aber bei v. Weinzierl's Versuchen die Epidermis der betr. Blätter mit ihrer mechanischen Wirkung unberücksichtigt bleibt und dieselbe doch, wie der Verfasser selbst nachweist, von bedeutendem Einfluß ist, so können die gewonnenen Zahlen nicht ohne weiteres für unsere Zwecke benutzt werden.

Schwendener selbst fand ferner für unverholzte Bastzellen von Urtica canadensis im frischen Zustande 2,98—3,6 % Verlängerung. Dagegen bei den verholzten Fasern von Agave 20—30 %.

Für diese Faser hatte ich bereits im trockenen Zustande früher starke Duktilität nachgewiesen, die sich aber natürlich für den trockenen Zustand bedeutend niedriger stellt. In der Regel aber beträgt die maximale Dehnung auch für verholzte Bastfaserstränge unmittelbar vor dem Zerreißen etwas mehr als 1 %, aber weniger als 2 %[2]). Lindenbast ergab nach Schwendener (l. c.) 1,3 %, Althaea officinalis 1,3 und Cannabis sativa 1,5 % Verlängerung. Etwas höhere Werte zeigten Rindenriemen von Pirus malus, nämlich 2,6—3 %.

---

1) Beitr. zur Lehre von der Festigkeit und Elastizität vegetabil. Gewebe und Organe. Sitzungsber. d. math.-naturw. Kl. d. Wiener Akad., LXXVI, Bd. I.

2) Vergl. hierzu Schwendener, Über die „Verschiebungen" der Bastfasern im Sinne v. Höhnels. Ber. d. D. Bot. Ges. 1894, XII, pag. 244.

Es sind von unverholzten bzw. sehr schwach verholzten Bastfasern folgende Fälle auf ihre Dehnbarkeit untersucht:

	Bruchdehnung	Autor	Gehalt an inkrust. Substanz
Nerium Oleander (frisch) . .	1,07 %	Schwendener	unverholzt
Urtica[1]) canadensis (frisch) .	2,98/3,6 %	ders.	"
Morus alba (frisch)	1,52 %	ders.	"
Boehmeria tenac. (lufttrocken)	1,1/1,4 %	Sonntag	16,27 %
Linum usitat. (lufttrocken). .	1,02 %	ders.	14,29 %
Cannabis sativa (lufttrocken) .	1,27 %	ders.	15,05 %
Apocynum sibir. (lufttrocken).	1,0 %	ders.	9,89 %
Musa textilis (lufttrocken) . .	1,45 %	ders.	29,20 %

Keine einzige unverholzte Faser ist duktil.

1) = Laportea canadensis Wedd.

Von verholzten Bastfasern und sonstigen mechanischen Geweben wie Libriform und Tracheïden sind folgende Resultate bekannt geworden, bzw. durch neue Untersuchungen von mir festgestellt worden.

A. **Nicht duktile Fasern.**

	Bruchdehnung	Autor	Inkrustierung	Bemerk.
Tilia (Rindenbast) . .	1,3 % (mittel)	Schwendener	verholzt	frisch
Pirus malus (Rindenbast)	2,6—3 %	ders.	"	"
Althaea offic. (Rindenbast)	1,33 %	ders.	"	"
Phormium tenax (Blattfasern)	1,36 %	Sonntag	50,7 % (?)[1])	lufttrocken
Picea excelsa (trockenes Rotholz)	1,4—2 %	ders.	62,14/67,7 %	ganz geringe dauernde Verläng. vor dem Bruche bemerkbar
Picea excelsa (trockenes Weißholz)	1,6—1,9 %	ders.	48,8/48,9 %	(wie oben)
Picea excelsa (ganz junger Ast, frisch) .	1,26—1,69 %	ders.	—	(wie oben)
Clematis Vitalba (Rindenbast)	2,3—2,4 %	ders.	verholzt	frisch
Chamaerops humilis (Blattfaser)	1,25 %	ders.	"	lufttrocken
Aspidium spinulos. (Bast des peripher. Ringes, Blattstiel)	0,7—0,78 %	ders.	"	frisch

1) Wegen der großen Menge von Gefäßen, Holzparenchym usw., welche diese Faser stets begleiten, kann der Gehalt an inkrustierter Substanz durch die quantitative Analyse nicht sicher bestimmt werden.

B. **Duktile Fasern.**

	Bruchdehnung	Autor	Inkrustierung	Bemerkgn.
Agave amer.	20—30 %	Schwendener	46,22 %	frisch
„ „	4,35—5,87 %	Sonntag	46,22 %	lufttrocken
Monstera (Blattstiel) . .	3,9—5,1 %	ders.	verholzt	frisch
Arenga sacchar. . . .	4,1—8,8 %	ders.	„	lufttrocken
Cocos nucifera	16 %	ders.	58,4 %	„
Caryota urens	27,6 % (Max.)	ders.	59,01 %	„
Chlorogalum pomeridianum	6,7—10 %	ders.	verholzt	„
Fourcroya gigantea . .	3—3,37 %	ders.	„	„
Vinca minor (Stengel) .	3,45—4,3 %	ders.	„	frisch
Clematis Vitalba (Holz)	14,5—18,6 %	ders.	„	frisch
„ „ . . .	3,3—3,4 %	ders.	„	lufttrocken
Pseudotsuga Douglasii (Rotholz)	3,7—7,0 %	ders.	„	frisch
Borassus flabell. . . .	12,1 % (Durchschnitt aus drei Vers.)	ders.	„	lufttrocken
Dictyosperma fibrosum	18,6 % (Durchschnitt aus drei Vers.)	ders.	„	„
Attalea funifera . . .	8,7 % (Durchschnitt aus drei Vers.)	ders.	„	„
Leopoldinia Piacaba . .	3,18 %	ders.	„	„
„ „ . .	24,85 %	ders.	„	wassergetränkt

Unter den in diesen Tabellen zusammengestellten Resultaten befindet sich eine Anzahl von Fällen, die nicht früheren Veröffentlichungen entnommen sind, sondern durch eigene neue Untersuchungen festgestellt wurden. Zur näheren Erläuterung des Verhaltens dieser Fasern mögen hier noch für einige besonders bemerkenswerte Fälle die ausführlichen Angaben folgen.

Vinca minor.

Hier haben wir ein interessantes Beispiel dafür, daß auch ein typischer Holzverdickungsring sich stark geschmeidig zeigt. Es handelt sich um frische zweijährige Stengel von Vinca, nicht um Bast aus der Rinde. Letzterer ist wegen seiner geringen Entwicklung zu den Versuchen nicht brauchbar, da er sich nicht in starken Strängen isolieren läßt. Spannt man aber einen ganzen kriechenden Stengel der frischen Pflanze ein (mit Rinde oder auch nach Entfernung derselben; sie kommt hier wegen ihrer im Vergleich mit dem Holzring mechanisch wenig wirksamen Gewebe kaum in Betracht), so erhält man folgende Resultate.

1. 28,2 cm . . . 0,0 kg
28,4 „ . . . 0,5 „
28,2 „ . . . 0,0 „
28,8 „ . . . 1,0 „
28,3 „ . . . 0,0 „
29,3 „ . . . 1,0 „ (sich allmählich verlängernd)
28,6 „ . . . 0,0 „
29,4 „ . . . 1,5 „ gerissen!

$1{,}2 \cdot 100 : 28{,}2 = 4{,}26\ \%$ Bruchdehnung.

2. Von 26,1 cm auf 27,0 cm gedehnt $= 3{,}45\ \%$.

Clematis Vitalba.

Noch bei weitem erheblicher als bei Vinca ist die Duktilität des Holzes von Clematis Vitalba im frischen Zustande. Man präpariert am besten Riemen aus einjährigen, ausgewachsenen Stengelgliedern zwischen zwei Knoten, erhalten durch Vierteilung des von der Rinde befreiten Stengels.

1. Ein solcher Riemen von 14,5 cm ließ sich ausziehen auf 17,2 cm, also eine Verlängerung von 18,6 %.

2. Ein Riemen von 13,4 cm.

Von 13,4 cm gedehnt auf 13,9 cm,
„ 13,5 „ (unbetastet) „ 14,9 „
„ 13,9 „ „ „ 15,4 „
Maximaldehnung 14,9 %.

3. Von 13,1 cm auf 14,1 cm gedehnt,
„ 13,5 „ (unbelastet) „ 15,0 „ (vor dem Bruche).
Maximaldehnung 14,5 %.

Um übereinstimmende Resultate zu erhalten, ist große Vorsicht bei der Präparation der Riemen anzuempfehlen. Ist nämlich eine Verletzung des Riemens vorhanden, so reißt er an dieser Stelle, ohne daß die übrigen Teile bis zum Maximum gedehnt sind. Man muß daher dann die Versuche wiederholen.

Es wurden auch ältere Internodien geprüft und ebenfalls duktil befunden. Ein fünf Wochen lang durch Liegen im Zimmer getrockneter dreijähriger Stengel zeigte folgende Verlängerung:

1. Ein Holzstreifen wurde von 9,0 cm auf 9,3 cm gedehnt, ehe er zerbrach = 3,3 % Maximaldehnung.
2. Ein Holzstreifen von 17,7 cm ließ sich bis 18,3 cm vor seinem Bruche dehnen = 3,4 % Maximaldehnung.

Dagegen verhielt sich die primäre Rinde, welche unterhalb der Epidermis und der dünnen, braunen Kollenchymschicht Bastbeläge aufweist, selbst an frischen einjährigen Stengelinternodien ganz anders, nämlich spröde und nicht ausziehbar. Ihre Maximaldehnung wurde durch zwei Versuche auf 2,3 und 2,4 % ermittelt.

Dieses verschiedenartige Verhalten des Holzes und der Rinde befördert das Ablösen von Rindenschichten in langen Streifen, wie es oft an den Stengeln von Clematis zu beobachten ist.

Was die Anatomie des Holzes betrifft, so besteht es außer den großen Gefäßen, welche getüpfelt oder leiterförmig sind, nebst spärlichem begleitenden Holzparenchym aus engeren, spiralfaserig verdickten Gefäßen und Tracheïden. Dazu treten erhebliche Mengen von typischem

Libriform mit zugespitzten Zellenden, stark verdickten Zellwänden und verhältnismäßig reichlichen, linksschiefen, kleinen, spaltartigen Poren.

Pseudotsuga Douglasii.

Auffallend groß ist die Dehnbarkeit des Rotholzes von der Unterseite ganz dünner Äste dieses Baumes. Man spaltet die etwa bleifederstarken Äste der Länge nach auf und befreit sie von der Rinde. Durch einen Schnitt wird das Rotholz von dem oben gelegenen Weißholze getrennt und durch weiteres Spalten in beliebig dünne, gleichmäßige Stäbchen zerlegt, die eingespannt und geprüft werden.

Rotholz (frisch).

1. Ein Stäbchen von 8,5 cm verlängerte sich vor dem Bruche bei steigender Belastung um 0,4 cm = 4,7 %.
2. Ein Stäbchen von 7,85 cm verlängerte sich vor dem Bruche um 0,55 cm = 7,0 %.
3. Ein Stäbchen von 11,85 cm verlängerte sich um 0,65 cm, bevor Zerreißung eintrat = 5,5 %.
4. 4,8 % und
5. 3,7 %.

Weißholz (frisch).

1. Ein Stäbchen von 13,3 cm hatte sich vor dem Bruche um 0,15 cm verlängert = 1,1 %.
2. Ein Stäbchen von 6,55 cm hatte sich vor dem Bruche um 0,15 cm verlängert = 2,4 %.
3. 7,05—7,25 cm = 2,8 % Verlängerung.
4. 2,3 % Verlängerung.

Picea excelsa (frisch).

1. Rotholz von einem dünnen federkielstarken Aste abgespalten: 11,4 cm erreichten vor dem Bruche eine Verlängerung von 0,25 cm = 2,1 %.
2. Weißholz desselben Astes: 12,2 cm verlängerten sich bis zum Bruche belastet um 0,2 cm = 1,6 %. Bei einem zweiten Versuche wurde eine Bruchdehnung von 0,2 cm von einem 12,1 cm langen Stäbchen erreicht = 1,6 %.

Piassave-Arten.

Gewisse Piassave-Sorten (mit Ausnahme der von Raphia abstammenden) erwiesen sich als sehr stark duktil. Ich erhielt diese Proben durch die Güte des Hamburger Botanischen Museums.

1. Borassus flabelliformis ergab bei drei Dehnungsversuchen 12,5, 7,5 und 16,3, im Durchschnitt 12,1 % Bruchdehnung.

2. Dictyosperma fibrosum ebenso 19,1, 20,9 und 15,9 %, durchschnittlich 18,6 % Bruchdehnung.
3. Attalea funifera entsprechend 8,8, 9,9 und 7,27 %, durchschnittlich 8,7 % Bruchdehnung.
4. Leopoldinia Piaçaba zeigt das gleiche Verhalten wie Agave; im lufttrockenen Zustande nämlich ist die Bruchdehnung nur 3,18 % im Durchschnitt von drei Proben, dagegen steigt im feuchten Zustande die Duktilität auf 24,85 %.

Alle vier Fasern werden aus den Blattscheiden von Palmen gewonnen.

Kann die Ursache der Duktilität in der chemischen Beschaffenheit der Zellwände liegen?

A. Verholzung.

In einer früheren Arbeit über die Elastizitäts- und Festigkeitsverhältnisse von Fasern[1]) hatte ich die Meinung ausgesprochen, daß die starke Verholzung dieser Fasern eine Rolle spiele bei der Erscheinung ihrer geschmeidigen Dehnbarkeit. Ergab sich doch, daß der Gehalt an „inkrustierenden Substanzen" hier bei weitem den aller andern untersuchten Zellgewebe ähnlicher Art übertrifft, sogar den des Holzes. Ich fand für Agave, Kokos und Caryota entsprechend 46,22 : 58,4 : 59,01 %, während Kiefernholz (nach Schulze) nur 41,99 % verholzende Substanzen aufweist.

Ich bin jetzt geneigt, den Einfluß der Verholzung geringer einzuschätzen. So viel steht aber jedenfalls fest, daß die Verhältnisse hier durchaus nicht so einfach liegen, daß ein einziger Faktor die mechanischen Eigenschaften der Zellwände beherrscht. Die Einwürfe Schwendener's[2]), daß die aus den Untersuchungen der Techniker bekannten Eigenschaften der Hölzer niemals eine duktile Dehnbarkeit wie bei Metallen erkennen ließen und daß deshalb die Verholzung keine Rolle spielen könnte, sind als zutreffend anzuerkennen. Allerdings wird man gut tun, wenn man sich darauf beschränkt, zu sagen, daß sie nicht die einzige Rolle spielt. Ich werde das im Verlaufe dieser Untersuchung noch näher zu begründen versuchen. Es sei vorerst nur darauf hingewiesen, daß es in der Tat Hölzer gibt, die mindestens die gleiche prozentische Inkrustierung mit Holzsubstanzen zeigen wie die oben er-

1) Vergl. Landw. Jahrbücher 1892, Die Beziehungen zwischen Verholzung, Festigkeit und Elastizität vegetab. Zellw., pag. 839 ff.

2) Ber. d. D. bot. Ges. 1894.

wähnten klassischen duktilen Fasern. Da ist z. B. das sog. Rotholz der Fichte, das nach meinen eigenen Untersuchungen[1]) 62,14—67,7 % Inkrustierung zeigt und doch kaum Spuren von Dehnbarkeit über die Elastizitätsgrenze hinaus bemerken läßt. Dagegen hat dann wieder das Holz von Clematis Vitalba, Vinca minor und das Rotholz der Douglasfichte, wie oben gezeigt wurde, sehr hervortretend duktile Eigenschaften. Jedenfalls ist aber hier durch Heranziehen der Verholzung zur Erklärung der Duktilität ohne weiteres nichts gewonnen.

Nun ist aber unter dem Sammelbegriff der inkrustierenden Substanzen eine ganze Anzahl chemischer Individuen vereinigt, über die noch immer wenig Klarheit vorhanden. Das Czapeksche Hadromal ist schwierig darzustellen und in nur geringer Menge vorhanden. Aber das Thomsensche Holzgummi ist schon mehrfach quantitativ in Hölzern bestimmt, und man hat recht verschiedene Mengen bei den einzelnen Arten gefunden. Es könnte also wohl der Fall sein, daß die spezifische Art der Verholzung ihren Einfluß hier geltend machte. Die Hölzer der Koniferen enthalten nach den Untersuchungen von Thomsen, Tollens, Wheeler usw.[2]) nur sehr geringe Mengen (Pinus silv. 2,23 %, Abies pect. 1,99 %) dieser wohldefinierten chemischen Substanz (sie hat die Formel $C_5H_8O_4$ = Xylan), dagegen Buchenholz 5—6 %, Kirschbaumholz 12,4 % usw.

Es war immerhin die Möglichkeit ins Auge zu fassen, daß ein großer Gehalt an Holzgummi die abnorme Dehnbarkeit mancher Fasern erzeuge. Ich habe deshalb nach den Vorschriften von Tollens eine Bestimmung des Holzgummis der Kokosfaser unternommen. Die Methode besteht in Kürze darin, daß möglichst fein zerkleinerte Späne 14 Tage mit 2 %iger NH_3-Lösung bei Zimmertemperatur ausgezogen werden. Dann wird mit 5 %igem NaOH übergossen und unter häufigem Umrühren 48 Stunden bei Zimmertemperatur sich selbst überlassen. Die durch Abpressen erhaltene Flüssigkeit wurde nach teilweisem Absetzen filtriert und mit gleichen Teilen 95 %igen Alkohols versetzt, welcher das natronhaltige Gummi fällt. Nach dem Absetzen und Dekantieren des Alkohols und dem gelinden Abpressen des auf einem Tuche gesammelten Niederschlags mit der Hand wird der Niederschlag mit neuem Alkohol übergossen und Salzsäure bis zur sauren Reaktion zu-

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, pag. 89, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes usw.

2) B. Tollens, Handb. der Kohlenhydrate 1895, 2 Bde.: Bd. I, pag. 223; Bd. II, pag. 201. — Wheeler u. Tollens, Untersuchungen über das Holzgummi. Ann. d. Chem. 1889, Bd. CCLIV.

gesetzt. Endlich wird durch Dekantieren mit Alkohol und häufiges Sammeln auf einem Tuche das Gummi bis zum Verschwinden der sauren Reaktion ausgewaschen, mit Äther behandelt und über H_2SO_4 abgepreßt. Man erhält eine trockene, fast weiße, poröse Masse.

Das Resultat war, daß nur 1,72 % Substanzen erhalten wurden, die als Holzgummi angesprochen werden konnten. Daher läßt sich nicht behaupten, daß diese Substanz von Einwirkung sein könnte, denn Buchenholz enthält 5—6 % davon und ist nicht duktil.

B. Verkorkung.

In neuerer Zeit ist weiter von Remec[1]) behauptet worden, daß gewisse Fasern verkorkt seien. Auch die Möglichkeit, daß etwa hierdurch ein Einfluß auf die physikalischen Eigenschaften der Zellwand ausgeübt wird, wurde eingehend geprüft. Remec sagt (pag. 368): „Man kann in chemischer Beziehung hauptsächlich drei Arten von Fasern unterscheiden: 1. solche, deren Membran aus nahezu reiner Zellulose besteht; 2. die Membran ist verholzt; 3. sie ist verkorkt oder noch anderweitig chemisch stark metamorphosiert (Attalea, Raphia, Bauhinia, Kokos, Borassus-Frucht). Daß diese Fasern wirklich verkorkt sind, konnte man aus der Cerinsäurereaktion ersehen, welche sie, mit dem Schulze'schen Gemisch behandelt, gegeben haben; es entstand nach dem Erkalten der Mazerationsflüssigkeit ein flockiger Niederschlag, welcher in heißem Alkohol und in Kalilauge löslich war. Einen ähnlichen Niederschlag gab auch konzentrierte Kalilauge, in welcher man die genannten Fasern gekocht hat, und die dann mit Salzsäure neutralisiert wurde. Die Zellmembran derselben Fasern färbte sich durch Chlorzinkjodlösung violett, wenn man vorher lange Zeit verdünnte Kalilauge auf sie hat einwirken lassen. An anderer Stelle (pag. 381) wird außer den oben angeführten Fasern auch die von Tillandsia als verkorkt bezeichnet.

Da die Behauptung, daß bei den genannten Arten mechanische Zellen „verkorkte“ Membranen besitzen, eine ganz ungewöhnliche ist und bisher wohl kaum sichere Angaben darüber gemacht worden sind, so mußte eine Nachprüfung stattfinden. Es sei hier gleich bemerkt, daß Remec die angenommene Verkorkung zur Erklärung gewisser optischer Eigenschaften der Zellwände dieser Faser im polarisierten Licht nach dem Vorgange Ambronns ins Feld führen will. Da jedoch hierauf später genauer eingegangen werden soll, so mögen hier vor-

1) Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien 1901, Bd. CX, Abt. I, pag. 364 ff.: Über die spezifische Doppelbrechung der Pflanzenfasern.

läufig diese Andeutungen genügen. Was die Verkorkung dieser Fasern betrifft, so war zu untersuchen, einmal, ob sich überhaupt eine solche sicher nachweisen läßt, weiter aber auch, ob gegebenenfalls alle Teile der Zellwand oder etwa nur die Mittellamelle resp. bestimmte Teile der Verkorkung unterliegen. Die zweite Frage ist natürlich erledigt, wenn sich die erste Angabe nicht bestätigt.

Es wurde nun die ganze Reihe der gebräuchlichen mikrochemischen Reaktionen angewendet, um die Verkorkung nachzuweisen, jedoch versagten sie alle oder gaben nur unsichere Resultate. Speziell wurde die Kokosfaser wiederholt eingehend geprüft, jedoch auch die andern Fasern nicht vernachlässigt.

Was zunächst die von Remec erwähnte Cerinsäurereaktion betrifft, so gelang es mir nicht, sie zu erhalten. Andererseits erhält man auch mit konzentrierter Kalilauge speziell bei Kokos keine Bildung von gelblichen Tropfen beim Erwärmen, während doch der Flaschenkork diese Reaktion sofort zeigt. Mit konzentrierter Schwefelsäure quillt die Faser (Querschnitte) schnell und stark auf und geht auch schnell in Lösung über, schneller als Libriform von Picea excelsa. Es bleibt nur ein sehr feines Netz der sog. Mittellamelle übrig. Das ist aber, wie lange bekannt, auch bei Libriform usw. der Fall und ist wohl auch mitunter behauptet worden, daß für die Mittellamelle eine Verkorkung vorliegt. Die eigentliche Membran ist aber jedenfalls nicht verkorkt. Flaschenkork verhält sich ganz anders als diese, er zeigt keine Spur von Quellung oder Lösung. Auch das schon von Wiesner angegebene „merkliche“ Aufquellen der Kokosfaser in Kupferoxydammoniak spricht gegen Verkorkung der Verdickungsschichten.

Die sog. „Bass fibre“ (Raphia vinifera) verhält sich zu konzentrierter Schwefelsäure ganz ähnlich. Dünne Querschnitte gehen in vollständige Lösung über, nur die morgensternartigen Kristalle bleiben übrig und schwimmen isoliert umher. Zuerst löst sich die Innenlamelle sehr schnell, bald folgt die sekundäre Lamelle, während die Mittellamelle am längsten widersteht. Die im inneren Teile des Bündels befindlichen helleren Stereïden sind am wenigsten widerstandsfähig. In konzentrierter Chromsäure bleibt nur ein Netz von Mittellamellen übrig, welches besonders in der Randzone zusammenhängend und stark erscheint.

Nach Ambronns Versuchen müßte sich, wenn Verkorkung vorliegt, beim Erwärmen in Glyzerin die Doppelbrechung ändern, was im Polarisationsmikroskop leicht zu beobachten ist. Versuche, in dieser Richtung angestellt, ergaben aber, daß keine bemerkbare Veränderung eintritt.

Attalea und Tillandsia, die nach Remec ebenfalls verkorkt sein sollen, verhalten sich zu konz. H_2SO_4 so, daß von einer Verkorkung keine Rede sein kann. Beide quellen stark auf, Tillandsia löst sich bis auf die Mittellamelle, Attalea bis auf den braunen Inhaltskörper der Zellen.

Eine Reihe von eingehenden Versuchen, Verkorkung bei der Kokosfaser durch Färbung nachzuweisen, fiel völlig negativ aus. Zwar färbt sich die Faser mit den bekannten Tinktionsmitteln für Kork, wie Chlorophyll, Alkannin, Sudan und Orlean[1]) in geringem Grade, aber das kann nicht als entscheidend gelten, denn eine Reihe verholzter Monokotylenfasern (z. B. von Orchideen nach Buscalioni[2])) zeigen ein gleiches Verhalten, ohne daß sie deshalb als verkorkt anzusprechen wären. Dagegen versagen alle typischen Reaktionen, wie konz. H_2SO_4, Verseifung mit KOH und auch die Cerinsäurereaktion.

Was die Kitoolfaser (Caryota urens) anbetrifft, die von Remec nicht unter den angeblich verkorkten angeführt wird, so bildet sie mit KOH braune Tropfen in großer Menge, die sich in Alkohol lösen. Es mag dahingestellt bleiben, ob diese Faser Korkstoffe enthält. Nötig zur Klarstellung dieser Frage wäre, daß man die Faser direkt der Pflanze entnimmt, denn zur Verleihung größeren Glanzes kann die präparierte Faser der Museen geölt sein[3]). Auch können die braunen Stereïden andere Stoffe enthalten, die eine solche Reaktion erzeugen. Wie dem auch sein mag, es kann die Duktilität der Faser dadurch nicht bedingt sein, denn die Kokosfaser ist duktil ohne Verkorkung und dasselbe ist der Fall bei Agave americana.

Nach alledem wird man es aufgeben müssen, die chemischen Eigenschaften der Zellwandsubstanz als maßgebend für ihr Verhalten in Hinsicht der Geschmeidigkeit anzusehen. Wenn es auch einleuchtend ist, daß chemisch verschiedene Substanzen gerade infolge ihrer chemischen Verschiedenheit ganz abweichende physikalische Eigenschaften zeigen, wie ein Bleidraht nicht die Festigkeit eines Stahldrahtes erlangen kann und wie die Eigenschaften des Eisens durch den Gehalt an Kohlenstoff wesentlich geändert werden, so ist für die vegetabilische Zellwand offenbar die Anordnung der kleinsten Teilchen nach den Richtungen des Raumes hier ausschlaggebend, also das, was man wohl auch als Mizellarstruktur bezeichnet hat. Die chemische Verschieden-

1) Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 1907, Bd. XXIV, pag. 21—24.

2) Bot. Zentralbl. 1898, Bd. IV, pag. 398/99.

3) Daß dies in der Tat geschieht, ist mir nachträglich durch Herrn Dr. C. Brick (Hamburg) bestätigt worden.

heit der Membran, welche sich in der größeren oder geringeren Verholzung ausspricht (eine Verkorkung ist bei Fasern höchstens für einige Mittellamellen nachgewiesen[1])), kann nicht genügen, um ihre mechanischen Eigenschaften zu erklären.

Die feinere Struktur der Zellwände.

Da die chemischen Verschiedenheiten der Membran bei der Erklärung der Duktilität nicht ausreichten, blieb nur der Versuch übrig, den inneren Bau der Zellwände, Schichtung, Streifung, Zusammensetzung aus Lamellen und ähnliches zu Rate zu ziehen; zumal auf anderem Gebiete, nämlich bei den Quellungserscheinungen der Membran, gewisse Beziehungen zwischen der Streifung der Porenrichtung und der Richtung der kleinsten Kontraktion beim Austrocknen festgestellt wurden. Beide fallen zusammen; ob das auch für die Richtungen der kleinsten Dehnbarkeit und die Streifungsrichtung der Fall ist, muß vorläufig dahingestellt bleiben, jedenfalls liegt es aber nahe, die Frage weiter zu verfolgen.

Die geltende Ansicht über den Bau dicker Zellwände wird von Strasburger (Lehrb. d. Bot., 4. Aufl., pag. 54) folgendermaßen dargestellt. „Nicht selten ist in stärker verdickten Zellhänten, besonders den Zellen des Holzes, eine Sonderung in drei, ihrem optischen und ihrem chemischen Verhalten nach verschiedene Schalen zu konstatieren, die sich als primäre, sekundäre und tertiäre Verdickungsschichten unterscheiden lassen. Am stärksten pflegt dann die sekundäre Verdickungsschicht entwickelt zu sein, sie bildet die Hauptmasse der Wandung. Die innerste Verdickungsschicht einer Zellhaut ist meist stärker lichtbrechend und wird als Grenzhäutchen bezeichnet.“ Auch wird von Strasburger darauf hingewiesen, daß die Verdickungsschichten gestreift erscheinen, wenn man sie von der Fläche betrachtet, und daß speziell bei Vinca-Bastzellen die Streifung in den aufeinanderfolgenden Verdickungsschichten entgegengesetzte Neigung zeigen. Die Abbildung (Fig. 69) läßt erkennen, daß die Streifung der äußeren Schale schräg spiralig rechtswindend (im botanischen Sinne), die der innern unter gleichem Winkel linkswindend verläuft. Auch von Schwendener wurde ein hiermit übereinstimmendes Verhalten an der Membran der Bastzellen von Nerium gefunden, worauf weiter unten noch genauer eingegangen werden soll.

---

1) Schwendener, Mechan. Prinzip, pag. 137 und Strasburger, Bau und Wachstum der Zelle, pag. 53 usw.

Was die sog. Mittellamelle anbetrifft, die als Trennungswand besonders deutlich auf Querschnitten stark verdickter Zellgewebe hervortritt, so wird die früher angenommene Interzellularsubstanz zurzeit nicht mehr anerkannt. Sie besteht offenbar aus der ursprünglich beiden Zellen gemeinschaftlichen sehr feinen Scheidewand, welche aber durch die primären Verdickungsschichten verstärkt ist. Oft genug ist daher, wenn die primären Verdickungsschichten erhebliche Ausdehnung gewonnen haben, die „Mittellamelle" deutlich in zwei Schalen zerlegt, welche die primären Verdickungsschichten jeder Zelle darstellen, während die eigentliche Mittellamelle im strengen Sinne wegen ihrer großen Feinheit wenig hervortritt.

Infolge ihrer Löslichkeit im Schultze'schen Mazerationsgemisch können durch dieses die einzelnen Zellen isoliert werden, wonach sie allerdings der primären Scheidewand und mitunter auch der primären Verdickungsschichten verlustig gegangen sind [1]).

Correns (Jahrb. f. w. Bot.. XXIII, pag. 307) sagt: „Die einzelnen Schichten einer Bastzellmembran sind nicht gleichmäßig ausgebildet und gleich reaktionsfähig. Man kann unterscheiden: 1. die primäre Membran; 2. die gestreiften Lamellen, welche man als sekundären Lamellenkomplex bezeichnen kann, und 3. die innersten, ungestreiften Lamellen, den tertiären Lamellenkomplex."

Weiter wird über die primäre Membran von Correns angegeben, daß sie gewöhnlich vollkommen homogen und ohne Streifung erscheint. „Daß aber eine Verschiedenheit in der Kohäsion ihrer Mizelle in zwei aufeinander senkrechten Richtungen vorhanden ist, geht daraus hervor, daß sie beim Präparieren zuweilen (z. B. bei Euphorbia palustris, Fig. 5 u. 6, Taf. XV l. c.) zu einem spiralförmig gewundenen Bande zerreißt."

Correns ist auch der Ansicht, daß bei einer Trennung der Bastfasern diese meist „in der zwischen den primären Membranen liegenden Mittellamelle (im Sinne Dippels)" erfolgt und „die einzelne Faser behält beim Herausziehen ihre primäre Membran".

Zuweilen, z. B. bei Welwitschia, soll die primäre Membran feine quer oder schräg verlaufende Falten bilden.

Die bekannte, eigenartige Streifung dieser einzelnen Membranlamellen verdient nun unsere größte Aufmerksamkeit bei der Beurteilung des inneren Baues der Membran. Da läßt sich zunächst sagen, daß man meist schon ohne besondere Methoden der Präparation den

1) Vergl. Strasburger, Noll usw., Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., pag. 81.

Verlauf der Streifen an günstigen Objekten wahrnehmen kann. Durch höhere und tiefere Einstellung kann man auch feststellen, ob die Streifung der äußeren oder inneren Lamelle angehört. Ja, es gelingt sogar, den Winkel zu messen, den die Streifung mit der Längsachse der Zelle in den einzelnen Lamellen bildet. Ganz bequem für derartige Beobachtungen sind die Bruchenden der Zellen, dort, wo sich bei Zerreißungsversuchen die einzelnen Schichten voneinander getrennt haben. So gelang es für die Bastzellen von Raphia vinifera (bass fibre)[1]) festzustellen, daß in der äußeren Membranschicht der Winkel der feinen Streifung zur Längsachse 50 bis 60° beträgt, während die Innenmembran Porenschiefen von 22—25° aufweist, d. h. in der inneren Lamelle haben die Spiralen der Zellwand eine viel größere Steilheit als in der äußeren. Bei Bastzellen von Bauhinia spec. bilden die spiralförmigen Poren der Innenmembran Winkel von 10° mit der Längsachse der Zelle, während die Außenmembran eine Neigung der feinen Streifen von 45—53° zeigt.

Über den Zusammenhang der Tüpfel und Streifen mit dem inneren molekularen Bau der Membran sagt G. Haberlandt (Physiol. Pflanzenanat., 2. Aufl., pag. 137/138) folgendes:

„Am häufigsten sind die schiefgestellten Tüpfel, deren Stellung mit seltenen Ausnahmen einer linksläufigen Schraubenlinie entspricht. Diese Stellungsrichtung der Tüpfel ist deshalb von Bedeutung, weil aus derselben die Richtung der Molekularreihen erschlossen werden kann. Verschiedene Tatsachen sprechen nämlich dafür, daß man sich in prosenchymatischen Zellen die kleinsten Membranpartikelchen reihenweise verwachsen zu denken hat, so daß sie überaus zarte, mikroskopisch nicht mehr wahrnehmbare Fibrillen darstellen (vgl. C. v. Nägeli, Theorie der Gärung. München 1879, pag. 126). Die Wandungen einer Bastzelle mit schiefgestellten Tüpfeln beständen demnach aus einem mehrfach gedrehten, von einem Kanale, dem Zellumen, durchzogenen Bündel solch feinster und überaus zahlreicher Fasern. Man könnte also die Bastzelle mit einem Tau vergleichen, dessen einzelne Fasern ja gleichfalls in Schraubenlinien verlaufen. Und so wie die Tordierung der Faserbündel des Taues die Festigkeit desselben erhöht, so dürfte auch der schraubenlinige Verlauf der Molekularreihen in den Bastzellwänden mechanisch vorteilhaft sein.“

Ich habe die Streifung bei einer ganzen Reihe von Fasern, welche hier speziell für unsere bisherigen und weiteren Betrachtungen inter-

---

1) Ich erhielt die Faser durch die Güte des Kgl. bot. Museums in Berlin.

essieren, genauer verfolgt und bin zu bemerkenswerten Resultaten gekommen. Was zunächst die Beobachtung der sehr feinen Streifung der Membran betrifft, so ist dieselbe keineswegs ganz einfach. Man ist immer geneigt, sofort eine scharfe mittlere Einstellung anzuwenden, wobei man das Profil der Zellwände am deutlichsten vor sich hat. Das würde aber für die Beobachtung der oft sehr dünnen Mittellamellen nicht zweckmäßig sein. Nur eine sehr hohe Einstellung und die Anwendung einer etwas stärkeren Vergrößerung (ich benutzte meist Immersion $^1/_{10}$ Seibert) bei schrittweise tieferer Einstellung läßt die vorliegenden Verhältnisse an günstigen Stellen meist ohne langes Suchen erkennen. Auf die viel erörterte Frage nach der Natur der Streifung der Membranen hier einzugehen, liegt nicht im Rahmen dieser Untersuchung. Die beste kritische Bearbeitung dieses Gebietes findet man bei Correns in seiner Untersuchung „Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembran“ (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIII, pag. 277 f.). Für unsere Betrachtung kommt nur die von Correns als „Streifung“ bezeichnete Erscheinung in Betracht, die auf einem Wechsel wasserreicher und wasserarmer Schichten beruht. Die Beziehungen dieser Art von Membranstruktur zur Lage der optischen Elastizitätsachsen ist die, daß die größte Achse parallel der Streifung[1]) liegt.

---

1) Was noch die Begrenzung des Begriffs der „Streifung“ betrifft, soweit sie in dieser Untersuchung in Betracht kommt, so muß hervorgehoben werden, daß es sich nur um die nach Nägeli und Correns auf dem Wechsel wasserreicherer und wasserärmerer Schichten beruhende sehr feine Streifung handelt, die eine allgemein verbreitete Erscheinung der stärker verdickten Zellwände zu sein scheint. Denn nach meinen Erfahrungen kann man diese feine Streifung bei stärkerer Vergrößerung immer mehr oder weniger deutlich wahrnehmen. Sie fällt zusammen mit der Richtung der Porenspalten und verläuft bei prosenchymatischen Zellen spiralig unter größerer oder geringer Neigung der Spirale zur Zellachse. Ausgeschlossen für die Beurteilung des Verlaufs der Mizellarreihen ist die sogenannte Querlamellierung (C. Correns, Über die Querlamellierung der Bastzellmembranen. Ber. d. D. bot. Ges. 1893, Bd. XI, pag. 410) von Bastzellen der Apocyneen und auch die ringartige oder spiralige, auch netzartige Verdickung der Innenlamelle (des Grenzhäutchens) mancher Nadelholztracheïden, und zwar besonders der Elemente des sog. Weißholzes von der Oberseite der Äste.

Es bleibt noch die so sehr auffallende Streifung der Rotholzzellen von der Unterseite der Äste der Koniferen zu erwähnen. Diese ist neuerdings von Gothan (Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnosporenhölzer. Abh. d. Kgl. pr. geol. Landesanst. 1905, Neue Folge, H. 44) für eine sekundäre Erscheinung, welche mit der Verkernung des Holzes zusammenhängen soll, erklärt worden, und zwar für eine Rißbildung. „Die Risse entstehen durch chemische und darauf folgende mechanische Eingriffe“ (l. c. pag. 80). Vor Gothan ist diese Streifung schon von den verschiedensten Forschern untersucht worden, besonders von Dippel (Mikro-

Im folgenden ist es nun für eine ganze Reihe Stereïden unternommen worden, sowohl die Streifung der äußeren primären Lamelle als auch die der sekundären Membran durch Skizzierung mit dem Zeichenapparat und Messen des Winkels, den sie mit der Längsachse der Zelle bildet, festzustellen. Eine eventuell vorhandene tertiäre Innenlamelle ist nicht weiter berücksichtigt, da sie für unsere Untersuchung ohne Bedeutung sein würde. Der Winkel der Mizellarreihen der sekundären, fast immer sehr starken Lamelle ist leicht an den meist vorhandenen linksschiefen Poren zu eruieren, selbst wenn die eigentliche Streifung der Membran nicht sichtbar ist. Schwieriger ist die Winkelmessung in der äußeren Lamelle (der primären Membran). Denn hier sind die Poren punktförmig oder fehlen anscheinend ganz. Es ist nötig, günstige Stellen zu suchen, an welchen die sehr feine Membranstreifung sichtbar wird und es ist auch nicht weiter zu verwundern, daß die Streifung der oft sehr dünnen äußeren Lamelle nicht immer sichtbar ist, denn es ist bekannt, daß sie selbst bei dicken

---

skop, 2. Aufl., Bd. II) und Correns, welche beide zu dem übereinstimmenden Resultat kamen, daß es sich um eine feine spiralige Wandverdickung handelt, welche an geeigneten Schnitten direkt zu beobachten ist. Dieser Meinung schließe ich mich an, da auch ich an Querschnitten direkt die Furchung der Membran beobachtet habe. Daß zuweilen Rißbildung noch dazu kommt, scheint mir nicht zu bezweifeln. Jedoch ist dieselbe häufig auch nicht wahrzunehmen und wird dann erst durch Anwendung von chemischen Reagentien erzeugt. Auch R. Hartig bildet eine solche in vortrefflichen Figuren ab (Holzuntersuchungen, pag. 47/48 und 60, Berlin 1901). Jedenfalls stimmt aber diese Art der Streifung mit der auf Wassergehaltsdifferenzen beruhenden anderer Stereïden insofern überein, als einmal die Porenrichtung den gleichen Verlauf zeigt und auch ferner, wie ich mehrfach an halbierten Zellen konstatierte, die größte Achse des optischen Elastizitätsellipsoids (im Sinne Nägelis und Schwendeners) in die Streifenrichtung fällt, d. h. diese Streifen haben den gleichen Verlauf wie die Mizellarreihen der Membran in ihrem Hauptteile. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, daß hier feine spiralige Verdickung mit Wassergehaltsdifferenzen zusammenfallen. (Die soeben erschienene Arbeit von W. Krieg [Die Streifung der Tracheïdenmembran im Koniferenholz. Beihefte z. bot. Zentralbl. 1907, Bd. XXI], welche ich beim Niederschreiben noch nicht kannte, hat diese Annahme durch sehr sorgfältige Untersuchungen im Schwendenerschen Institute jetzt gegenüber Gothans Ansichten bestätigt.)

Auch Gothan, der allerdings „die Differenzierung der Membran in wasserärmere und -reichere Schichten" hier in Abrede stellt, nimmt doch an, daß diese Risse gleichsinnig der Lagerung der Mizellen erfolgen, und zwar an der Tüpfelspalte beginnend (l. c. pag. 86). Es ist also eine allgemein anerkannte und wohlbegründete Annahme, daß sich in dieser Art der Streifung der innere Bau der Membran ausdrückt, und man kann daher unbedenklich diese Streifung in gleicher Weise wie die optischen Erscheinungen der Membran benutzen, um sich Aufklärung über den inneren Bau derselben zu verschaffen.

Membranen oft unsichtbar bleibt. Auch ist die primäre Membran bei der Präparation und durch die Führung des Schnittes oft streckenweise entfernt. Bei genauem Suchen läßt sie sich jedoch überall mit Sicherheit feststellen. Genaueres wird sich im einzelnen aus den folgenden speziellen Angaben ergeben. Es sei noch bemerkt, daß man deutlichere Bilder bei Anwendung von Säuren (Essigsäure, Chromsäure und Schwefelsäure), Kalilauge und Chlorzinkjod erhält. Jedoch ist ein allgemein gute Resultate lieferndes Mittel nicht anzugeben, es muß vielmehr für jeden Einzelfall ausprobiert werden. Sehr gut bewährte sich oft ein etwa $^1/_4$ stündiges Auskochen der Schnitte in Wasser und Zusatz von konzentrierter Essigsäure. Mit Ferrocyankalium und Eisenchlorid (nach Correns) konnte ich keine Erfolge erzielen.

Weiter möge hervorgehoben werden, daß bei der Untersuchung der primären Membran eine Mazeration nach Schulze erfolglos bleibt, da ja dadurch die Mittellamelle (Interzellularsubstanz und primäre Membran) meist gänzlich gelöst wird. Ich konnte auf diese Weise keine brauchbaren Präparate erhalten. Auch Strasburger (Bot. Prakt. 1902, 4. Aufl., pag. 224) gibt an, daß die durch Mazeration erhaltenen Zellen nur noch die sekundären Verdickungsschichten besitzen.

Dagegen bewährte sich wiederholt eine Methode, die ich „Zerrungsmethode" nennen möchte, wenn es sich um die Streifung der primären Membran handelt, die ja besondere Schwierigkeiten macht. Sie besteht darin, daß man Fasern oder dünne geschnitzte Holzstäbchen zerreist, von der Zerreißungsstelle Schnitte anfertigt oder die hervorragenden, herausgerissenen Fasern direkt in Wasser untersucht. Durch die Gewalt der Zugkräfte werden die einzelnen Stereïden oft voneinander getrennt, wobei dann Fetzen der Membranlamellen, besonders der primären Lamelle, losgetrennt, aus dem Verbande freigelegt werden und den unverletzten Zellen anhängen. Diese Fetzen zeigen ihre Streifung meist sehr deutlich, vielleicht ist das Gefüge der Mizellarreihen durch die Zugkräfte gelockert. Gegenüber dieser sehr empfehlenswerten Methode fällt auch der Einwand fort, daß die angewandten chemischen Reagentien irgendwie Einfluß auf die Erscheinung der Streifen haben könnten.

Zum Messen der Winkel der Streifung sind stets Präparate benutzt worden, die keine Behandlung mit Quellungsmitteln erfahren hatten.

Über die eigentliche Mittellamelle (im Sinne Dippels = Interzellularsubstanz) läßt sich nur bei den Tracheïden der Koniferen etwas Sicheres aussagen. Hier ließ sich die genau quergestreifte Mittellamelle

von der primären Membran deutlich unterscheiden. Näheres darüber im speziellen Teil. Bei den meisten Stereïden der Mono- und Dikotylen war das unmöglich.

1. Caryota urens[1]).

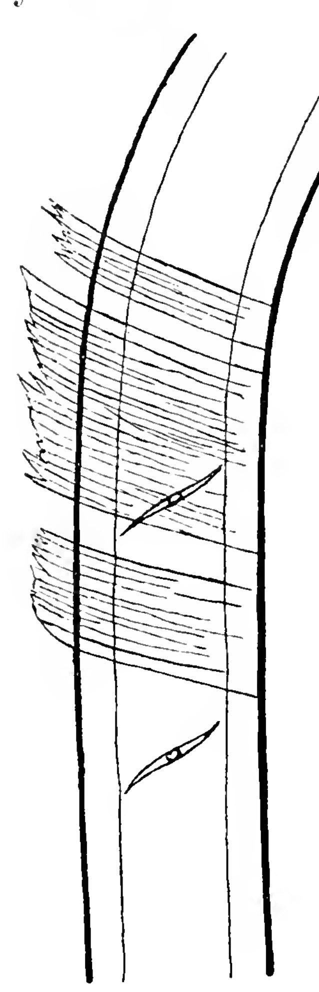


Fig. 1.
Stereïde von Caryota ureus mit gestreifter Außenlamelle und linksschiefen Poren d. sekund. Membran.

Die Streifung der äußeren Lamelle ist wegen der großen Feinheit der äußeren Schale nicht leicht zu beobachten. Häufig bieten aber die Enden zerrissener Zellen (es empfiehlt sich eine Faser vor der Präparation zu zerreißen) gute Objekte. Man kann alsdann direkt das Ausgehen der Streifung von der Mittellamelle in der Profilansicht sehen. Ätzung mit HCl erleichtert die Beobachtung. Da bei der Mazeration die äußere Lamelle aufgelöst wird, so sind mazerierte Zellen nur an denjenigen Stellen zu benutzen, wo sich noch Teile der Mittellamelle und primären Membran unzerstört zeigen.

Die großen spaltförmigen Poren der sekundären Lamellen lassen sich leicht zeichnen und messen. Es wurden an der primären Zellhaut Winkel der Streifung von 40°, 52°, 52° gemessen, an der sekundären 37°, 37°, 44°. Die äußere Streifung kreuzt die innere, ist also rechtsläufig gegenüber der linksläufigen der sekundären Lamelle. Selbst an mazerierten Zellen ist bei guter Beleuchtung noch stellenweise eine sehr feine Streifung an Resten der äußeren Membran wahrzunehmen (Fig. 1).

1) Nach Sadebeck (Über die südamerikanischen Piassavearten. Ber. d. D. bot. Ges. 1902, Bd. XX, pag. 393) soll die „Kitul"-Faser von der südafrikanischen Zuckerpalme, Arenga saccharifera, abstammen. Die mir zur Verfügung stehenden Proben erhielt ich unter der Bezeichnung „Caryota urens" aus dem Museum der Königl. landw. Hochschule zu Berlin. Von dort erhielt ich auch eine andere Probe als „Arenga saccharifera". Beide stimmen nicht überein. Sie unterscheiden sich durch ihre Stärke, Farbe und Glanz schon makroskopisch. Die als „Kitul" bezeichnete ist bedeutend stärker und, wenn geölt, von pechschwarzer, glänzender Farbe, sie erzeugt beim Reiben auf Papier braune Flecke. Die als „Arenga" bezeichnete Faser läßt noch deutlich Teile der Blattscheiden erkennen, aus denen sie gewonnen, sie ist braun, ohne Glanz und färbt beim Reiben Papier kaum merklich. Die Duktilität der „Kitul"-Faser ist zirka dreimal so groß als die der als „Arenga" bezeichneten Faser. Auch sind an den Stereïden Unterschiede bemerkbar (vgl. pag. 224), besonders in bezug auf die primäre Lamelle, die bei der „Arenga"-Faser sehr stark ist. — Das Hamburger Museum hält ebenfalls, wie mir Herr Dr. C. Brick freundlichst mitteilt, die Angaben Sadebecks über die Herkunft der „Kitul"-Faser nicht für begründet.

2. Cocos nucifera.

Trockene Schnitte in Chlorzinkjod gebracht zeigten die Streifung der äußeren Membran gut. Aber auch ohne jegliche Behandlung mit Quellungsmitteln ist die gleichmäßige feine Streifung der Außenhaut zu beobachten, während die sekundäre Lamelle durch die spaltenförmigen linksschiefen Poren die Schräge der Mizellarreihen offenbart. Die Poren verlieren nach der Außenlamelle zu ihren spaltförmigen Charakter und endigen in kreisrunden, kleinen Öffnungen. Von diesen geht mitunter ein sehr feiner Streifen aus, dem sich andere parallel anschließen. Bei hoher Einstellung sieht man diese feine Streifung über den darunter befindlichen linksschiefen Spaltporen.

Eine Verwechslung mit der Streifung einer etwa angrenzenden unteren Zellwand der Nachbarzelle, die halbiert ist. läßt sich durch Beobachtung der Mittellamelle ausschließen. Die sekundären Zellwände sind stets schon durch die großen spaltförmigen Poren kenntlich gemacht, dagegen finden sich in der dünnen Haut der Außenlamelle nur sehr feine Streifen bzw. auch Risse. Von besonderer Wichtigkeit ist die Beobachtung des Ausgangspunktes der Streifen. Es ist nötig, zu konstatieren, daß diese von der Mittellamelle der Profilansicht ausgehen. Ist das der Fall, so ist eine jede Täuschung ausgeschlossen (Fig. 2). Würde nämlich die feine Streifung die ganze Membran durchsetzen, nicht bloß die Außenhaut, so müßte ein Umbiegen bzw. ein Anschließen der Streifen an die innere Begrenzung der Membran wahrzunehmen sein, wie es bei den großen Spaltporen tatsächlich zu bemerken ist. Wenn aber die feinen Streifen glatt über die innere Kontur der Zellwand fortlaufen und erst in die Mittellamelle einbiegen, so ist damit der Beweis gegeben, daß diese Art Streifung einer anderen Schicht angehört und da sie in der Mittellamelle endigt, kann es nur diese oder die hier nicht davon zu trennende primäre Membran sein. Die entgegengesetzten Seiten der sekundären Lamelle sind stets durch höhere und tiefere Einstellung deutlich zu unterscheiden. Offenbar ist ihre Niveaudifferenz immer groß genug, um infolge ihrer Dickenausdehnung eine solche Unterscheidung möglich zu machen. Dagegen erscheinen die äußere und sekundäre Lamelle, die ja unmittelbar übereinander lagern, meist gleichzeitig klar und deutlich wegen des außerordentlich geringen Abstandes.

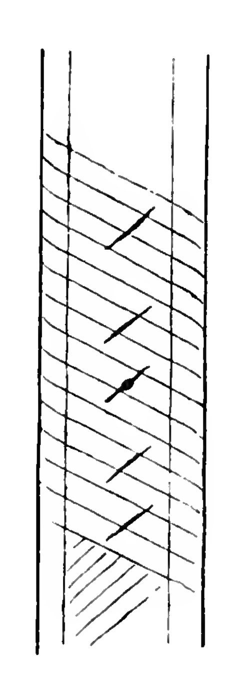


Fig. 2. Stereïde der Kokosnuß. Faser mit rechtsläufiger Streifung der primären Außenhaut. Darunter linksschiefe Poren.

Es wurden gemessen für die Streifung der äußeren Membranlamelle 52° und 54°, für die Porenschiefe der sekundären Membran 30—53° als Minimum und Maximum einer größeren Zahl von Winkeln. Die Streifung der äußeren Lamelle ist rechtsläufig, die der sekundären geht nach links (Fig. 2).

3. Arenga saccharifera.

Sehr gut sieht man die Streifungssysteme beider Lamellen an Präparaten, die zuerst in Wasser gelegt waren, dann aber einen Zusatz von Chlorzinkjod erhielten. Die braun gefärbten Membranen sind stark verdickt. Da die Mittellamelle samt der primären Membran hier ziemlich stark ist, so sieht man mitunter zwei sich kreuzende Streifensysteme von ihr ausgehen, entsprechend den beiden primären Lamellen, die verschiedenen Zellen angehören. Die sekundäre Membran zeigt Poren mit runder Öffnung und spaltförmiger „Tüpfelrinne" (vgl. W. Krieg, l. c.). Die äußere Streifung weist Winkel von 42, 47, 53, 62° auf, in der sekundären Membran wurden Winkel von 36, 40, 45, 48 und 50° an den Poren gemessen. Hier ist überhaupt die Streifung der Mittellamelle meist stärker hervortretend als die der sekundären Membran. Die Messung der Winkel wurde wie immer an Präparaten gewonnen, die keine Behandlung mit Quellungsmitteln usw. erfahren hatten.

4. Chlorogalum pomeridianum.

Die sehr dickwandigen Stereïden dieser Faser, die den äußeren Zwiebelblättern einer kalifornischen Liliacee entstammt, haben meist einen gelblichbraunen Inhalt, während die Zellwände hell erscheinen. Die ganze Faser sieht fast schwarz aus. Die Stereïden haben die typische zugespitzte Form, die Poren laufen nach der Mittellamelle zu in einen kleinen Hof aus, nach innen dagegen nehmen sie mehr oder weniger die Spaltform an und verlaufen in linksschiefer Spirale.

Zur Verdeutlichung der Streifung ist eine Behandlung mit HCl oder KOH zu empfehlen. Chlorzinkjod dagegen läßt uns hier im Stich, da es eine starke Bräunung des Inhaltes der Zellen und so starkes Aufquellen verursacht, daß die Verhältnisse der Membranstruktur verwischt werden. Die äußere Membran zeigt nun bei entsprechender Präparation der Schnitte (an günstigen Stellen auch ohne diese) sehr deutliche Streifung, ausgehend von der Mittellamelle. Diese erscheint bei etwas höherer Einstellung in rechtsläufiger Spirale, wenn darunter die linksschiefen Porenspalten der sekundären Lamelle sichtbar werden. Zuweilen und nicht gar selten treten Risse in der Richtung der Streifung auf. Es wurden gemessen an der äußeren Lamelle Winkel von 50, 41 und 45°, an der sekundären 45, 52, 45, 39°, die die Streifung resp. Poren mit der Zellängsachse bilden.

5. Agave americana.

Da die im Handel und in den Sammlungen vorkommenden Fasern schon feine Stränge darbieten, so können Präparate einfach durch gelindes Zerreißen mit der Nadel hergestellt werden. Zur Sicherheit wurden aber auch direkt aus dem Blatt gewonnene Stränge verglichen. Es läßt sich an günstigen Stellen eine sehr feine äußere Streifung der Stereïden wahrnehmen, man erkennt sie bei ganz hoher Einstellung. Sie hat anscheinend meist einen gleichen oder etwas größeren Neigungswinkel als die darunter folgende Streifung der sekundären Membran oder die linksschiefen Poren derselben. Es wurden gemessen an der äußeren Lamelle Streifungswinkel von 25, 32 und 38°, an der sekundären Membran 25, 27, 37 und 40°.

Hier leistet ein Zusatz von Chlorzinkjod zu dem in Wasser liegenden Schnitte ganz ausgezeichnete Dienste, da alsdann die Streifung der äußeren Membran durch Auftreten dunkelvioletter Linien, die von der Mittellamelle auslaufen, auf das deutlichste hervortritt. Darunter sind dann bei etwas tieferer Einstellung die linksschiefen Poren sichtbar

6. Fourcroya gigantea.

Die im Handel und in den Museen vorhandene rohe Faser verhält sich in ihren mikroskopischen Merkmalen fast ganz wie die Agavefaser. Bei Anwendung stärkerer Vergrößerung sieht man die feine äußere Streifung der Stereïden ohne weiteres überall, wenn die höchste Einstellung angewendet wird. Es wurden gemessen Streifungswinkel der Außenlamelle zu 41°, 52°, 55°, in der sekundären Membran Porenschiefen zu 10° und 23°, die linkswindend verlaufen, während die äußere Streifung entgegengesetzt ist. Danach sind die Poren der sekundären Lamelle steiler aufgerichtet und der Unterschied der beiden Streifungen außen und innen größer als bei Agave. Das sog. Innengrenzhäutchen, ausgezeichnet durch seinen Glanz, zeigt mitunter einzelne zerstreute ringartige Verdickungen, die, wie auch die seltenen „Verschiebungen“, kaum zu Verwechslungen mit der Streifung der äußeren primären Membran führen können.

Auch hier tritt, wie bei Agave, auf Zusatz von Chlorzinkjod die Streifung des Außenhäutchens sehr deutlich hervor, sobald die Membranen in der Fläche eine braunviolette Farbe angenommen haben. Die feinen dunklen Streifen überlagern die Poren und entspringen deutlich an den Mittellamellen oder laufen bei einzeln liegenden Stereïden ganz außen herum. Ein Versuch, mit Ferrocyankalium und Eisenchlorid zu färben, blieb erfolglos.

7. Monstera deliciosa.

Die Faser des Blattstieles unterscheidet sich zwar durch die Häufigkeit der Spaltporen, welche zu mehreren nebeneinander liegen, von Agave und Fourcroya, jedoch zeigt sie in ihrem sonstigen Verhalten, die Streifungen betreffend, die größte Übereinstimmung mit diesen. Die in Wasser schwierig erkennbare Streifung des Außenhäutchens tritt in Gestalt dunkelvioletter Streifen (zum Teil auch Spalten, welche bei der Quellung die Struktur des Häutchens offenbaren) in Erscheinung auf Zusatz von Chlorzinkjod. Auch hier kreuzt die feine äußere Streifung die linksschiefen Poren der sekundären Lamelle.

Es wurden gemessen an Stereïden, die in reinem Wasser befindlich, Streifungswinkel des Außenhäutchens von 32, 38, 55^{0}, an der sekundären Lamelle Porenschiefen von 19, 22, 27, 22 und 33^{0}.

8. Clematis Vitalba.

Die spitzauslaufenden Stereïden des Libriforms sind reichlich mit kleinen linksschiefen Poren versehen, über welchen meist schon ohne weitere Behandlung eine äußere feine Streifung der Mittellamelle resp. der primären Membran in rechtsläufiger Spirale sichtbar wird. Eine Anwendung von Chlorzinkjod ist ohne Erfolg, aber auch unnötig, da die Streifung schon ohnehin ganz deutlich erscheint. Die Streifung der äußeren Lamelle scheint regelmäßig etwas steiler zu verlaufen als die der sekundären Verdickungsschichten. So wurden gemessen an einer Zelle: äußere Streifung ca. 50^{0}, innere Porenschiefe ca. 55^{0}, ferner entsprechend an einer anderen Stereïde 43^{0}:47^{0} und endlich 50^{0}:52^{0}. Die Möglichkeit, daß die rechtsläufige Streifung etwa nicht der primären Lamelle, sondern der durch den Schnitt abgetrennten unteren Wand einer darüberliegenden Zelle angehört, ist ausgeschlossen. Das erkennt man einmal daran, daß die feinen Linien direkt an der Profilansicht der Mittellamelle entspringen, ferner aber auch daran, daß keine rechtsschiefen Poren auftreten, die in der sekundären Verdickungsschicht regelmäßig vorhanden sind. Messerstreifen, welche mitunter auftreten, erkennt man an ihrer Erstreckung über viele nebeneinanderliegende Zellen, wenn sie auch sonst mitunter von täuschender Ähnlichkeit mit der echten Zellwandstreifung sind.

9. Vinca minor.

Das Holz älterer Stengel enthält in der Hauptmasse stark verdickte Tracheïden mit spiraligen Verdickungen der Innenwand und kleinen linksschiefen behöften Poren. Eine Streifung der dünnen Mittellamelle konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Die Poren bilden Winkel von 42—54^{0}.

10. Chamaerops humilis.

Faser aus feinen Stereïden mit strichförmigem Lumen bestehend. Die Streifung des äußeren Häutchens ist verhältnismäßig leicht zu erkennen. Man präpariert die Faser durch Schaben. Es wurden gemessen 64, 67 und 78°. Die kleinen Poren bilden linksschiefe Spiralen unter 22, 23 und 27°. Ein Zusatz von Chlorzinkjod verdeutlicht die bei höchster Einstellung erscheinende Streifung des Außenhäutchens. In starker konzentrierter Lösung dieses Reagens löst sich die äußere Membran streckenweise ab und zeigt überall deutlich die rechtsläufige Streifung.

11. Nerium Oleander.

Hier läßt sich eine Streifung der sehr feinen Außenlamelle nicht nachweisen, die sekundäre Membran besteht, wie schon wiederholt nachgewiesen [1]), aus zwei Lamellen mit sich kreuzenden Streifungszügen, von denen der äußere rechtsläufig, der darunter liegende linksläufig ist. Durch allmähliches Tiefereinstellen sieht man zuerst die äußere Rechtsstreifung, dann die darunter laufende Linksstreifung und zuletzt erscheint das Lumen der Zelle scharf. Das ist besonders gut an großen Zellen mit breitem Lumen zu beobachten. Die äußere Streifung zeigt Winkel von 12—20°, die innere solche von 14—19°. Die Streifung wird durch HCl deutlicher.

Die entgegengesetzte Streifung in den beiden Verdickungsschichten der Bastzellen von Nerium und Vinca ist bereits von verschiedenen Autoren beobachtet worden unter anderem von Strasburger [2]) und Correns [3]). Nach Strasburger (l. c. pag. 65) ist bei Vinca die Streifung der inneren Schicht oft deutlicher als die der äußeren. Er fährt dann fort: „Wie Nägeli bereits angibt, sind die äußeren Streifen meist links, die inneren rechtsgewunden, doch kommt auch das Umgekehrte vor. Die Neigung beider zur Zellachse ist beinahe die nämliche.“ Bei Nerium fand Schwendener dagegen meist die äußere Lamelle mit Rechtsstreifung versehen und meine eigenen Beobachtungen bestätigen dies. Es ist jetzt auch allgemein anerkannt, daß die beiden Streifensysteme verschiedenen Schichten angehören.

Correns machte ferner die Beobachtung, „daß die Streifen ein und desselben Systemes, z. B. des linksschiefen, nicht alle genau parallel sind, sondern selbst Winkel von mehreren Graden (z. B. 5° bei Nerium Oleander) miteinander bilden“. Diese verschieden geneigten Streifen gehören dann verschiedenen Lamellen an.

---

1) Vergl. Schwendener, Quellung und Doppelbrechung, pag. 668.

2) Bau und Wachstum der Zellhäute, pag. 64/65. Jena 1882.

3) Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabil. Zellmembran, pag. 281.

12. Urtica (Laportea) canadensis.

Die großen Bastzellen zeigen sowohl auf Querschnitten als auch an Längsschnitten ihre Zusammensetzung aus zwei ziemlich gleich starken Lamellen, dagegen fehlt anscheinend jede Spur der Mittellamelle. Auch nach Einwirkung konzentrierter Schwefelsäure bleibt nichts übrig. Daß sie trotzdem vorhanden, ist nicht zu bezweifeln. Es ist leicht festzustellen, daß die äußerste sekundäre Lamelle eine stark hervortretende Streifung hat, die rechtsläufig steil aufsteigt. Um die Streifung der darunter liegenden inneren Schale mit Sicherheit zu erkennen, empfiehlt es sich Längsschnitte herzustellen, an deren abgeschrägten Enden man halbierte Zellen beobachten kann. Behandelt man diese mit Chromsäure, so treten die Streifungssysteme sehr deutlich auf und man erkennt unter den steilen schräg verlaufenden Linien der äußeren Schale fast genau parallel der Zellachse gehende Streifen der inneren Lamelle. Oft kann man Luftblasen in dem Lumen zur Orientierung benutzen. Es ist nämlich keineswegs leicht, das Lumen hier zu erkennen und an ganzen Zellen wenigstens nur schwer möglich durch Einstellung die vier übereinander lagernden Schalen mit ihren Streifensystemen zu unterscheiden. Liegt nun eine Luftblase im Innern, so ist damit der Anhaltspunkt gegeben. Man sieht bei höchster Einstellung steil rechtsläufige Streifen, darunter fast parallele und endlich nach dem Verschwinden beider die scharfen Konturen der Luftblase. Die Befunde an halbierten Zellen bestätigen diese Angaben. Messerstreifen erwecken bei dieser Faser leicht den Anschein einer äußeren Querstreifung, ebenso können Reste anhängender Parenchymzellen zu Täuschungen führen. Die Streifen der sekundären Doppelmembran bilden mit der Zellachse 3—6°.

13. Cannabis sativa.

Eine falsche Querstreifung wird hier oft vorgetäuscht durch die sog. „Verschiebungen" (v. Höhnel's), welche von Schwendener genauer untersucht wurden. Dieselben sind oft von gröberer Natur und dann als solche leicht erkennbar an den Vorsprüngen der Membran. Oft sind sie aber auch von derartiger Feinheit, daß absolut keine Verschiebungen der longitudinalen Streifen zu erkennen sind und sie täuschend den Eindruck von Querstreifen erzeugen. Da sie aber immer in den inneren Membranschichten auftreten, also nur bei tieferer Einstellung scharf hervortreten, so erkennt man sie hieran als sekundäre Bildungen der Membranschalen. Oft reichen sie nicht durch die ganze Breite der Zelle, sondern endigen an dem Lumen oder einer Schalengrenze.

Die Überreste von Membranen äußerlich anhaftender Parenchymzellen sind so leicht zu erkennen an ihren regelmäßigen Abständen, ihrer Dicke und ihren netzartigen, rechteckigen Verbindungen, daß sie keine Verwechslungen erzeugen können.

Endlich sieht man besonders an den dünneren Enden der großen Bastzellen aber noch eine wirkliche Querstreifung des Außenhäutchens, als solche an günstigen Stellen erkennbar an den in genau gleichen sehr engen Abständen quer verlaufenden sehr feinen hellen und dunklen Linien, die nur bei ganz hoher Einstellung sichtbar werden. Diese Streifung ist, wo sie auftritt, fast immer genau senkrecht zur Zellachse, seltener in meist rechtsspiraliger Neigung schwach ansteigend. An gehecheltem Hanf ist die sehr feine Außenhaut streckenweise ganz entfernt. An rohem Hanf sieht man, wie bei Morus später näher erörtert werden wird, die Außenlamelle abgestreift und auf eine Stelle zusammengeschoben, wobei mehr oder weniger einander genäherte Falten gebildet werden.

Die Streifung der sekundären Verdickungsschichten ist bei Cannabis auch nach dem Kochen mit Essigsäure schwieriger zu sehen als bei Linum. Deutlich erscheinen in der Profilansicht stets nur die Pseudostreifen, welche durch die konzentrische Schichtung der Zellwand erzeugt werden.

Dennoch ist auch hier ein doppeltes System von schrägen Streifen vorhanden, das besonders an großen Bastzellen deutlich hervortritt. Es wurde, wie bei Linum und Nerium, die äußere Lamelle der sekundären Schichten rechtsläufig gefunden, die innere entgegengesetzt. Die Winkel sind kleiner und die Abweichung von der Zellachse sehr gering. Es wurden gezeichnet und gemessen, innere Lamelle 5°, äußere 5°, bzw. 4°:7°, bzw. 7°:5°, bzw. 8°:6°.

14. Bochmeria tenacissima.

Diese Faser zeigt einen ähnlichen Bau der Bastzellen wie Linum, Nerium usw., insbesondere in der Beziehung, daß die äußere sekundäre Lamelle rechtsläufige, die innere dagegen linksläufige Streifung aufweist. Dieselbe ist schon ohne Anwendung von ätzenden Reagentien kenntlich, da oft langgestreckte Spalten auftreten. Gemessen wurden Winkel von 11° innen und 12° außen an derselben Zelle, bzw. 4° und 7°, bzw. 12° und 12°. Eine eigentliche Mittellamelle ist nur beim Quellen in conc. Schwefelsäure wahrnehmbar. Auch Apocynum cannabinum verhält sich wie die Fasergruppe Linum, Nerium usw. Bei all diesen lassen sich keine deutlichen Poren nachweisen.

15. Linum usitatissimum.

An guten Querschnitten erkennt man stets deutlich, daß die sekundäre Membran zwei ziemlich gleichstarke Lamellen (Doppelmembran) und außerdem eine äußerst feine Außenhaut besitzt. Die Streifung der letzteren ist selbst bei Anwendung von Quellungsmitteln kaum wahrzunehmen. Dagegen ist die Streifung der äußeren sekundären Lamelle schon ohne weiteres als rechtsläufig, die der inneren als linksläufig zu erkennen. Die Rechtsstreifung, welche stets bei höchster Einstellung zuerst sichtbar wird, zeigt mitunter tiefe Spalten, kann also schon aus diesem Grunde nicht der sehr feinen Außenhaut angehören, in welcher bei ihrer Dünne keine Spalten mit tiefen Schatten auftreten könnten. Alle dickeren Zellen zeigen die Streifenspalten deutlich ohne besondere Präparation. Besonders klar erscheinen die Streifungsverhältnisse an Schnitten, welche halbierte Bastzellen aufweisen. An solchen Zellen, welche von einem Flachsstengel präpariert waren, war es unmöglich, die Streifung der abgewandten Membran zu erkennen, wenn die offene Lumenrinne nach oben liegt. Der körnige, plasmatische Inhaltsrest verhindert in Verbindung mit der Dicke der Membran die Durchsicht. Dagegen erkennt man im Profilschnitt des Randes die zwei Lamellen und in diesen einzelne Spalten, die der Oberflächenstreifung entsprechend verlaufen. Ist der Schnitt so geführt, daß auch das Lumen mitsamt dem Inhalt fortgenommen ist, so bleibt nur die untere Wand übrig, die dann beide Streifungen übereinander zeigt. Es ist bekannt, daß auch bei Linum typische Verschiebungen vorkommen, ebenso täuschen Reste parenchymatischer Zellen, die der Oberfläche anhängen, oft eine falsche Querstreifung vor. Ausgezeichnet deutlich erscheint die Streifung, wenn die Schnitte in Essigsäure auf dem Objektträger gekocht werden.

Meist erscheinen die Schichtenkonturen der parallel der Zylinderoberfläche geschichteten Membran, d. h. der feinen Schalen, welche konzentrisch um das strichförmige Lumen der Zelle gelagert sind, deutlicher als die schräge Streifung.

Es wurde an Zellen in reinem Wasser gemessen: innen 8°, außen 10,5°, bzw. 9°:12°, bzw. 13°:17,5°, bzw. 8°:10° der Streifungswinkel. Die innere Streifung ist linksläufig, die äußere rechtsläufig im botanischen Sinne.

16. Morus alba.

Die stark verdickten, meist nur ein strichförmiges Lumen aufweisenden Stereïden der Rinde zeigen von Zeit zu Zeit fast genau longitudinal verlaufende, spaltförmige Poren. Zuweilen hat die Zelle

spindelförmige Verbreiterungen, ihre Enden sind zackig. „Verschiebungen" sind nicht selten, auch anhängende Fetzen von Parenchym kommen vor, die zuweilen wie spiralige äußere Verdickungen erscheinen. Das Außenhäutchen tritt hier stellenweise sehr auffällig dadurch hervor, daß es durch die Präparation losgelöst wird und zusammengeschoben und gefaltet wie eine futteralartige Hülle die innere Stereïde einschließt. Ähnliche Abstreifung der Außenhaut ist schon von Wiesner und anderen bei den Bastzellen von Crotalaria juncea beobachtet worden[1]). Auch sonst ist die Außenhaut leicht als feine glashelle Membran wahrnehmbar, dagegen tritt die Streifung derselben erst nach Behandlung mit Salzsäure (Aufkochen) deutlich hervor, während Chlorzinkjod hier keine Vorteile bietet. Dann aber ist die sehr feine Streifung bei hoher Einstellung des Fokus ganz deutlich; sie verläuft in schwach ansteigender, rechtswindender Spirale. An nicht gequollenen Zellen ist diese Streifung stellenweise auch wahrzunehmen, es wurden Winkel von 56°, 61° und 67° gemessen, während die sekundäre Membran genau parallelstreifig wie die Poren erscheint.

17. Pirus Malus.

Die Stereïden des Rindenbastes lassen erst nach Quellung in KOH die Mittellamellenstreifung deutlich erkennen. Die Poren der feinen Stereïden erscheinen bei höchster Einstellung auf dem Außenhäutchen punktförmig gerundet, bei tieferer Einstellung in den inneren Schichten spaltförmig. Von den Poren gehen die Streifen der Außenhaut regelmäßig stark markiert aus; die letztere löst sich leicht in Stücken und Fetzen ab. Ist sie an einzelnen Stellen durch die Präparation entfernt, so tritt die linksläufige Spiralstreifung der sekundären Lamelle hervor. Häufig erscheinen parallele Leisten auf der Oberfläche der Zellen, von denen dann die Streifung ausgeht. Die Streifung der Mittellamelle bzw. der primären Membran weist Winkel von 70 und 67° auf, rechtsläufig ansteigend, die Poren der sekundären Membran 18, 21, 22 und 23°.

18. Tilia parvifolia.

Die Stereïden des Rindenbastes zeigen nach viertelstündigem Kochen in Wasser ganz deutlich eine Streifung des feinen Außenhäutchens, welche in geringer Neigung rechtsläufig aufsteigt. Starke Vergrößerung und gute Beleuchtung lassen an fast jeder Zelle diese Verhältnisse erkennen. Die gleichmäßigen, sehr feinen Linien erscheinen oft besonders schön an den Spitzen von aus dem Verbande gezerrten Zellen.

---

1) Wiesner, Rohstoffe, II. Aufl., 1903, Bd. II, pag. 314.

Die Streifung der Hauptmembran ist steil linksläufig, wie aus dem Verlauf der Poren hervorgeht. Bei Anwendung von Qellungsmitteln, z. B. Kalilauge, erscheint diese Streifung, parallel den Poren verlaufend, deutlich. Salzsäure, Essigsäure und Chlorzinkjod sind zur Verdeutlichung der beiden Streifungen nicht mit Vorteil zu verwenden. An der äußeren Streifung wurden Winkel von 75°, 83° und 86° gemessen, an der inneren sekundären Lamelle dagegen 7°, 10° und 16°.

19. Althaea officinalis.

Die Stereïden besitzen ein sehr dünnes Außenhäutchen, welches nur selten deutlich gestreift erscheint. An günstigen Stellen ist aber doch die Streifung mit Sicherheit wahrzunehmen, sie verläuft fast senkrecht zur Achse. Bei Anwendung von Chlorzinkjod treten viele dunkle Streifen auf, allerdings auch Verschiebungslinien, die sich aber deutlich unterscheiden lassen, da sie immer vereinzelt bleiben und kein enggedrängtes Streifungsbild liefern. Kochen in Wasser und Anwendung von Säuren bietet keine erhebliche Verbesserung der Bilder. Unter der feinsten rechtsläufigen Streifung des Außenhäutchens ist eine linksläufige oft bemerkbar; an günstigen Stellen sieht man beide übereinander. Auf die darunterliegende linksgestreifte Lamelle folgen allmählich steiler gestreifte, bis die starke innere Schale mit fast parallelen Poren folgt. Winkel der Streifung der Mittellamelle 67°—90°, der Poren 3° und 4°, der äußersten Lamelle der sekundären Membran 27°. Ein ähnliches Verhalten, d. h. ein allmähliches Steilerwerden der Mizellarreihen, erkennbar an dem sich nach innen zu ändernden Winkel der Poren mit der Zellachse fand Correns beim Libriform von Fagus.

20. Phormium tenax.

Man präpariert ein einzelnes Bastbündel aus dem Blatt mit der Nadel und zerreißt resp. zerfasert es. Empfehlenswert ist es, die Bündel vor der weiteren Präparation ca. $^1/_4$ Stunde zu kochen. An derartigen Präparaten sieht man bei höchster Einstellung an den glatten Zellen eine genau querverlaufende feine Streifung. Die feine Außenlamelle hängt oft in feinen Hautfetzen neben der Hauptmembran. Mitunter erscheint das Außenhäutchen (wie bei Morus) durch die Präparation verschoben, und eine untere linksläufige Streifung tritt deutlicher hervor. Sie gehört den äußersten Schichten der sekundären Lamelle an. Auch hier sind es oft die Enden der Bastzellen, welche die Streifung des Außenhäutchens mit ausgezeichneter Deutlichkeit hervortreten lassen. Sie verläuft fast immer genau quer zur Längsachse der Stereïde, seltener an starken Zellen in schwach ansteigender rechtsläufiger Spirale. An zwei zusammenhängenden Zellen sieht man mitunter das Mittelhäutchen

von einer vorspringenden Längsleiste (der Eckenausfüllung) der einen ausgehen und mit der Streifung die andere noch überdeckend. Die linksläufige Streifung der sekundären Lamelle wird anscheinend in den innersten Schichten immer steiler. Winkel der Streifung des Außenhäutchens meist 90°, selten 74—50° rechtsläufig, Winkel der Poren der sekundären Lamelle 13°, 15°, 25° und 35°.

21. Pseudotsuga Douglasii.

Die Tracheïden des Holzes der Douglasfichte zeichnen sich bekanntlich durch das fast regelmäßige Auftreten von spiraligen oder ringförmigen Verdickungen der tertiären (innersten) Membranlamelle aus, die bei anderen Koniferen sonst nur im Weißholze der Astoberseite zu finden sind. Eine eventuelle Streifung ist an dieser innersten Lamelle, wie auch von anderen Autoren hervorgehoben wird, niemals deutlich zu erkennen.

Die sekundären Membranlamellen aber lassen an einzelnen Zellen besonders von der Astunterseite (Rotholz) die Streifung deutlich hervortreten. Ob dieselbe wie im Rotholze anderer Koniferen auf einer feinen schraubigen Verdickung beruht, was zuerst von Dippel behauptet und später von Correns bestätigt worden ist, kann für unsere Zwecke dahingestellt bleiben. Sicher ist, daß diese Streifung des Rotholzes mit der Porenrichtung übereinstimmt und auch der Lage der größten Achse des optischen Elastizitätsellipsoids entspricht, wie ich an halbierten Zellen fand. An den durch Streifung ausgezeichneten Zellen fehlt meist die spiralige Verdickung des inneren Grenzhäutchens, und die spiralig-verdickten Zellen zeigen wieder keine Streifung, so daß man hier die Richtung der Poren zu Rate ziehen muß, um den Verlauf der Mizellarreihen festzustellen. Sowohl diese Poren als auch die Streifung an den Rotholzzellen weist auffallend große Winkel mit der Zellachse auf, wenn man Präparate von der Astunterseite, also dem sog. Rotholze untersucht. Es wurden gemessen 48°, 51°, 55°, 53° an gestreiften typischen Rotholzzellen, und noch größere Winkel bilden die Poren der mit spiralig verdicktem Grenzhäutchen versehenen Zellen, die hier, abweichend von dem Verhalten anderer Koniferen, auch im Rotholze auftreten, nämlich bis 62° und 71°.

Dem entspricht auch das Verhalten dieser Zellen im polarisierten Licht. Bei gekreuzten Nicols zeigen alle Tracheïden Subtraktionsfarben (gelb), wenn ihre Achse parallel zu der längeren Achse des Gipsblättchens liegt, wodurch bestätigt wird, daß die Mizellarreihen in den ausschlaggebenden wirksamen Schichten größere Winkel als 45°

mit der Zellachse bilden. Die sich kreuzenden Streifen der zu- und abgewandten Zellwände einer Stereïde bilden hiernach spitze Winkel, die durch eine Senkrechte zur Zellachse halbiert werden.

Was endlich die Streifung der primären Membran betrifft, die uns hier speziell interessiert, so ist es nicht immer möglich dieselbe sichtbar zu machen, sei es durch Kochen in Wasser oder durch Behandeln mit mikrochemischen Reagentien. Dagegen erhielt ich die besten Resultate bei Anwendung der Zerrungsmethode. Schneidet man nämlich mit dem Skalpell kleine Stäbchen, die man an einer Stelle möglichst schwach macht, und zerreißt sie alsdann durch Anwendung eines starken Zuges, so kann man die zersplitterten Enden zur Herstellung von Präparaten benutzen. Unter dem Mikroskop findet man stets an den durch die Gewalt der Zugkräfte voneinander getrennten Stereïden hautartige feine Überreste der Mittellamelle, die sich bei dem Zerreißungsakte losgetrennt haben. Diese Fetzen der primären Membran (die Mittellamelle besteht ja hier deutlich aus zwei primären Membranlamellen und der Interzellularsubstanz) zeigen eine fast quer verlaufende sehr feine Streifung schon ohne jede Anwendung von Chemikalien. Sie verläuft entweder direkt senkrecht und quer zur Zellachse oder unter geringer südwestlicher (rechtsläufiger) Steigung. Nicht selten ist das Häutchen der primären Lamelle durch die Zugkräfte in einzelne Fibrillen zerlegt.

22. Pinus silvestris und Abies pectinata.

Die eigentliche Mittellamelle im engsten Sinne zeigt, wie ich wiederholt bei Pinus silvestris und Abies pectinata beobachtete, ziemlich genau senkrecht zur Zellachse verlaufende Streifung. Das kann man an Zerreißungsstellen dünner Stäbchen sehr leicht beobachten, da hier den von ihren Nachbarzellen abgelösten Zellelementen Stücke der eigentlichen Mittellamelle, seltener auch noch der primären Membran anhängen. Diese freigelegten Zellhäute erleichtern sehr die Beobachtung. Behandelt man derartige Präparate mit konzentrierter Schwefelsäure, so tritt ein starkes Aufquellen mit Strukturveränderung aller Schichten und Lamellen ein mit Ausnahme jener quergestreiften Fetzen der Mittellamelle und des inneren Grenzhäutchens Strasburgers. Es ist sehr auffällig wie diese Fetzen der Mittellamelle ihre ursprünglichen Größenverhältnisse beibehalten, während die aller übrigen Teile mächtig aufquellen. Dadurch ist es wohl als sicher anzusehen, daß die anhängenden Fetzen in Wirklichkeit Teile der kutikularisierten Mittellamelle sind, jenes in Schwefelsäure unlöslichen Häutchens zwischen den primären Verdickungsschichten.

Die primären Verdickungsschichten lassen aber ebenfalls an günstigen Stellen eine Streifung erkennen. Man findet nämlich im Verein mit der eben beschriebenen Mittellamelle mitunter Teile der primären Membran, kenntlich an den die senkrechte Streifung unter kleinem Winkel kreuzenden feinen Linien (Fig. 3). Meist aber verbleibt bei der Trennung der Zellelemente durch die Zugkräfte die primäre Membran auf der sekundären. Man sieht alsdann über den steilen Poren der sekundären Membran, die einer linksläufigen (südöstlichen) Spirale entsprechen, die schwach ansteigende rechtsläufige (südwestliche) Streifung bei höchster Einstellung (Fig. 4). Läßt man auf derartige Zellelemente z. B. von Abies pectinata konz. H_2SO_4 wirken, so quillt alles gleichmäßig auf, wobei beide Streifungen, die steile linksläufige der sekundären Membran und auch die wenig ansteigende, rechtsläufige der primären, schließlich verschwinden. Es ist dadurch das von Correns für Libriformzellen vom Fagus silvatica beobachtete allmähliche Steilerwerden der Streifung resp. der Poren nach innen zu in den Schichten der Membran auch hier festgestellt.

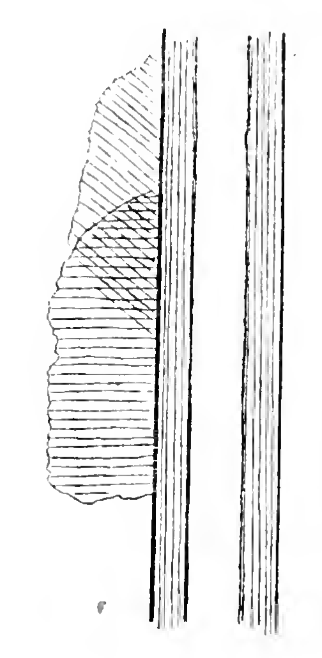


Fig. 3. Tracheïde von Pinus mit anhängenden Membranstücken der Mittellamelle (quergestreift) und der primären Lamelle (südwestl. gestreift).

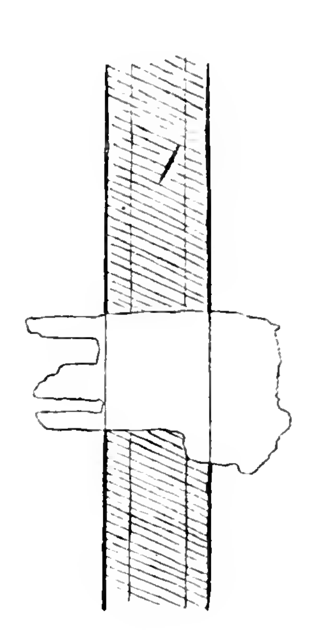


Fig. 4. Tracheïde von Abies mit Mittellamelle, primärer Membran (südwestl. gestreift) und einer südöstlich gerichteten Pore der sekundären Lamelle.

Vielleicht ist damit eine Angabe Nägeli's aufgeklärt über die sog. Ringstreifung bei den Tracheïden der Koniferen. (In anderen Fällen sind allerdings Nägeli's Ringstreifen sicher nichts anderes als v. Höhnel's „Verschiebungen".)

In Betreff dieser Ringstreifung sagt schon Correns (l. c. pag. 323): „Dagegen verdienen die Angaben Nägeli's (Bot. Mitt., Bd. II, pag. 57 f. u. Taf. VI, Fig. 14—21) über das Vorkommen von Ringstreifung bei Nadelholztracheïden eine Nachprüfung. Er beschreibt und bildet sie ab an Tracheïden aus altem Holze von Abies excelsa und Pinus silvestris. Die Zellen wurden erst mit Jodtinktur, dann mit Schwefelsäure behandelt. Dabei traten bald horizontale, bald mehr oder weniger schief geneigte Linien in der Membran auf, deren Verhalten beim Heben und Senken des Tubus bewies, daß sie nicht Spiralen, sondern Ringe oder Stücke von solchen darstellen."

Correns selbst konnte diese Art der Streifung nicht wiederfinden, nur „Verschiebungslinien“ wurden von ihm beobachtet. Mir ist trotz mehrfacher Bemühungen die Originalabhandlung Nägeli's nicht erreichbar geworden; in den Sitzungsber. d. Münch. Akad. 1864 (Innerer Bau vegetabilischer Zellmembranen) sind diese Angaben nicht vorhanden. Dennoch scheint es mir offenbar zu sein, daß die oben beschriebene horizontale Streifung der Mittellamelle den von Nägeli gesehenen Linien gleich zu setzen ist. Das ist mir überzeugend klar geworden durch den Befund bei Pinus und Abies, der im vorigen näher dargelegt wurde. Hier ergab sich, daß die horizontalen Ringstreifen der eigentlichen Mittellamelle, die mehr oder weniger schiefen der primären Membran angehören. Allerdings halte ich diese letzteren für Spiralen.

23. Picea excelsa und andere Koniferen.

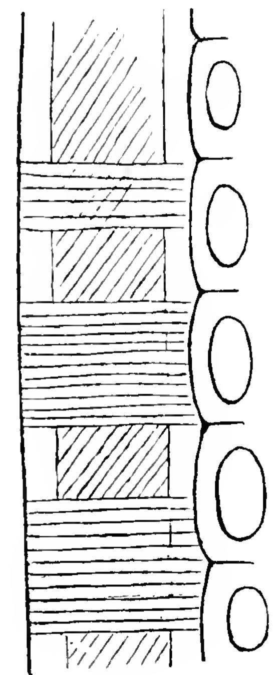


Fig. 5. Tracheïde von Picea excelsa mit Querstreifung der Mittellamelle und südöstlich gestreifter sekundärer Membran.

Tangentialschnitte durch Stammholz von Picea aus dem Herbstteile des Jahresringes zeigen, wenn sie einige Minuten in Wasser gekocht sind, die Streifung der Mittellamelle mit schlagender Deutlichkeit. Es ist dies ein ausgezeichnetes Objekt zur Demonstration dieser Erscheinungen (vgl. Fig. 5). Man erkennt an den Stellen, wo der Schnitt richtig geführt ist, die Mittellamelle mit deutlicher Querstreifung (normal zur Zellängsachse), unter welcher die linksschiefe Streifung der sekundären Membran hervortritt, die nur bis zur inneren Kontur der Zellwand reicht, während die Querstreifung bis zur Mittellamelle übergreift.

Am sog. Weißholz ist die Streifung der dünnen primären Membran meist mehr hervortretend als die horizontale der Mittellamelle, wenn auch die spiralige Verdickung des „Innenhäutchens“, die ja dieser Holzart eigentümlich ist, die Beobachtung erschwert. Sie bildet mit der Zellachse Winkel von 49°, 51°, 58°, 59° und 63° in rechtsläufiger Spirale. Die Poren des Weißholzes habe ich früher[1]) gemessen und als Mittel von 20 Messungen 20,5° gefunden.

An Schnitten des Rotholzes der Äste sieht man (besonders gut nach Behandlung mit HCl) bei hoher Einstellung ohne große Mühe die Streifung der Mittellamelle, welche fast stets senkrecht zur Zellachse verläuft. Sie nimmt ihren Ursprung an dem Mittellamellenstreifen

1) Rotholz der Fichte, Bot. Jahrb. 1903, Bd. XXXIX.

der Profilansicht. In seltenen Fällen ist sie etwas geneigt und gehört dann den primären Verdickungsschichten an. Der Winkel der Poren ist im Durchschnitt von 20 Messungen hier 40,5°. Daß die Streifung der Mittellamelle des Rotholzes schon von R. Hartig gesehen worden ist, beweist die Fig. 11, pag. 48 in seinen „Holzuntersuchungen". Hier sind zwei Rotholzzellen dargestellt, deren sekundäre starke Lamelle die auffallende Spiralstreifung zeigt, während die dünne primäre Außenhaut typische querverlaufende Streifung darbietet, Hartig hat jedoch diesen Umstand, der seinen Untersuchungen fern lag, nicht weiter beachtet und im Text ist nichts darüber erwähnt.

Von anderen Koniferenhölzern wurden noch Larix decidua und Picea ajanensis untersucht und im allgemeinen übereinstimmend mit Picea excelsa gefunden.

24. Libriform der dikotylen Bäume.

Am Libriform von Fagus silvatica ist die Streifung der primären Verdickungsschichten des Außenhäutchens ohne große Schwierigkeit nachzuweisen. Sie verläuft, wie bisher fast stets gefunden, rechtsspiralig unter geringem Winkel ansteigend. Wenn eine linksläufige Streifung deutlicher hervortritt, so gehört sie der darüberliegenden Zelle und ihrer Außenhaut an, die durch den Schnitt mit abgetrennt ist. Die sekundäre Membran hat fast parallel der Zellachse verlaufende Spaltporen, die nicht immer behöft sind (Fig. 6).

Ganz entsprechende morphologische Verhältnisse wurden bei Corylus, Acer campestre, Platanus, Fraxinus und Quercus angetroffen und scheint daher dieser Bau des Libriform bei den Dikotylen weit verbreitet zu sein.

Fig. 6. Libriformzelle von Fagus mit Streifung der Außenlamelle u. Poren der sekund. Membran.

Eine Streifung der eigentlichen Mittellamelle im Gegensatz zu den primären Schichten wurde nicht beobachtet. Es muß jedoch gesagt werden, daß auch nicht gerade darauf hin besondere Untersuchungen angestellt wurden, da es für den Hauptzweck der vorliegenden Arbeit genügte festzustellen, daß die äußeren Lamellen größere Neigung der Streifen besitzen als die inneren.

Correns (l. c. pag. 313) fand bei den Libriformzellen von Fagus silvatica eine Änderung der Neigung der Porenspalten nach den inneren Schichten zu. Er sagt: „Die Porenspalten steigen südöstlich, selten

südwestlich in steilen Spiralen an. Derselbe Porus zeigt in Bezug auf seine Gestalt und seine Neigung häufig eine Änderung, in den äußeren Schichten sind die Porenspalten kurz und stark geneigt (Winkel von 30° bis 40° mit der Zellachse bildend), in den inneren sind die Porenspalten lang und schmal und stehen fast longitudinal (Neigung 1° bis 2°). Die beim Quetschen sichtbar werdende Streifung verläuft parallel der steileren Porenneigung und gehört wohl meist den inneren Schichten an. In Schwefelsäure verquillt die Faser unter Drehung, das resistentere Oberhäutchen (die primäre Membran)[1]) ist sehr deutlich, bei vorhergehender Behandlung mit Jodjodkaliumlösung treten, bereits vor dem eigentlichen Aufquellen, die Knickungslinien durch ihre intensive Färbung hervor."

Zusammenfassung der Ergebnisse der anatomischen Untersuchung.

Schon Correns machte am Libriform von Fagus die Beobachtung, daß die Neigung der Membranstreifen zur Zellachse von außen nach innen in den Schichten geringer wird, d. h. daß die Porenspalten nach innen zu größere Steilheit erlangen.

Auch Nägeli beobachtete bereits den ungleichen Verlauf der Streifen in den verschiedenen Schichten einer Membran. In seiner Arbeit „Über den inneren Bau vegetabilischer Zellmembranen" (Ber. d. Münch. Ak., 1864, Bd. II, pag. 145) sagt er: „Gewöhnlich scheidet sich die Membran (der Bastzellen der Chinarinde) in zwei ungefähr gleich dicke Hälften, welche die engegengesetzte Wendung der Spiralstreifen aufweisen. Diejenigen der äußeren Hälfte steigen gewöhnlich südwestlich (rechts), die der inneren südöstlich auf; ausnahmsweise kommt auch der umgekehrte Fall vor." Und weiter: „Die Streifen der äußeren Hälfte sind rücksichtlich ihrer Neigung sehr verschieden; der Winkel, den sie mit der Zellenachse bilden, variiert von 25—75°, so daß sie also bald sehr steil, bald beinahe horizontal sind. Die inneren Streifen dagegen steigen immer sehr steil empor; sie schneiden die Zellenaxe gewöhnlich unter einem Winkel von 15—25°." Dieser Änderung der Streifungsrichtung schließt sich die Richtung der Porenspalten an, wie Nägeli es auch abbildet (l. c. Abb. 45). „Dabei scheint es aber, daß der Wechsel in der Wendung nur einmal eintritt, und daß einerseits die verschiedenen Schichtenkomplexe der äußeren, andererseits

---

1) Nach Correns.

die der inneren Hälfte unter sich homodrom, nur durch einen ungleichen Neigungswinkel voneinander abweichen."

Nach unserer Untersuchung scheint ein derartiges Verhalten bei Stereïden ziemlich verbeitet zu sein, wenn es auch nicht immer an den Poren deutlich hervortritt und auch nicht immer allmähliche Übergänge vorhanden sind. Es scheint mir in der Regel sogar eine sprungweise Änderung in der Neigung der Mizellarreihen vorzuherrschen, entsprechend den nacheinander angelegten Lamellen der Membran.

So verhalten sich die untersuchten Tracheïden der Koniferen ausnahmslos. Hier folgt auf die genau horizontal gestreifte Mittellamelle eine mit schwach rechtsläufig ansteigenden Streifen versehene primäre Membran, während die mächtige sekundäre Lamelle plötzlich mehr oder weniger steile linksläufige Spiralstreifung aufweist.

Beim Libriform der Laubhölzer läßt sich eine feine flach rechtsläufig gestreifte äußere Lamelle (primäre Membran?) von den sekundären Membranschichten unterscheiden, welche mit nach innen zu steiler werdender Streifung versehen sind. Die mächtig entwickelten inneren Schichten zeigen fast genau longitudinale Poren und dementsprechende Mizellarreihen.

Die Bastzellen der Dikotylen, der Rinde entnommen, lassen, soweit sie verholzt sind, deutlich einen ähnlichen Bau ihrer Membranlamellen erkennen. Sie besitzen, soweit sie untersucht wurden, Poren, die bei mangelndem Hervortreten der Streifung die Richtung der Mizellarreihen angeben, wie sie die sekundäre Lamelle besitzt; eine äußere, sehr dünne Lamelle aber läßt eine oft genau quere oder auch schwach südwestlich ansteigende Streifung hervortreten.

Die wenig oder nicht verholzten Bastzellen der Linumgruppe (Cannabis, Nerium, Vinca, Apocynum, Boehmeria, Urtica usw.) zeichnen sich dadurch aus, daß sie die so auffallend entwickelten „Doppelmembranen" (im sekundären Teil) besitzen, deren äußere meist rechtswendig spiralige sehr steile Streifen führt, während die innere linkswendig gestreift erscheint. Beide Streifensysteme bilden fast gleiche Winkel mit der Zellachse. Deutliche Poren fehlen hier. Wo eine Mittellamelle deutlicher hervortritt wie bei Cannabis, zeigt sie horizontale (quere) Streifen. Oft aber ist die Mittellamelle so fein, daß sich eine Streifung nicht nachweisen läßt. Mittellamelle und primäre Membran lassen sich hier nicht unterscheiden. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß morphologisch die äußere starke Membranlamelle mit der rechtswendigen Streifung als primäre Membran anzusehen ist, da auch in anderen Fällen die primäre Membran rechtsgestreift ist (vgl. Koniferentracheïden).

Endlich gibt es auch eine große Anzahl von Monokotylen-Bastfasern wie Phormium und Chamaerops, die sich in der abweichenden Streifung der Mittellamelle den vorigen anschließen.

Wenn nun auch, wie aus obigem hervorgeht, die bei weitem größte Zahl der Stereïden im Aufbau ihrer Membranen den Unterschied der äußeren Lamellen mit flachen Mizellarreihen von den inneren mit steiler Streifung deutlich hervortreten läßt, so findet sich doch eine nicht unbedeutende Zahl von Fasern, wo die Streifen in der äußeren Lamelle entweder gleiche oder doch annähernd gleiche Winkel mit der Zellachse bilden wie in der inneren stärkeren Membran. Erstere verlaufen dabei rechtswindend, letztere linkswindend. Die genannten zeigen zwei sich kreuzende Streifensysteme, von denen das äußere südwestliche der feinen äußeren (primären?) Membran angehört, jedoch ist der Neigungswinkel beider gleich und erreicht meist fast 45° oder selbst mehr. Einige wie Monstera und Fourcroya zeigen kleine Unterschiede in den Neigungswinkeln beider Streifungssysteme, anch sind die Winkel hier kleiner. In seltenen Fällen findet man auch Libriform von Dikotylen dementsprechend morphologisch ausgeprägt. Das ist der Fall bei Clematis Vitalba und vielleicht auch bei Vinca.

Bei manchen Tracheïden der Koniferen z. B. im Rotholze der Astunterseite von Pseudotsuga Douglasii nähert sich der Verlauf der Streifen der sekundären Membran wegen seiner großen Flachheit (die Streifen bilden Winkel bis zu 70° mit der Zellachse) der Neigung der Streifen in der primären Membran, aber wie immer unter Kreuzung beider Systeme.

Verhalten der äußeren und inneren Membranlamellen im polarisierten Licht.

Als Hilfsmittel bei der Untersuchung der Mizellarstruktur der Membranen ist seit Nägeli das Polarisationsmikroskop in Gebrauch. Es würde natürlich zu weit führen, hier die Technik nnd die Theorie dieser Beobachtungsmethode auseinanderzusetzen. Vielmehr muß in dieser Hinsicht auf die einschlägigen Werke verwiesen werden, von denen hier nur Ambronns Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops (Leipzig 1892) und das grundlegende, alle diese Erscheinungen eingehend behandelnde „Mikroskop" von Nägeli und Schwendener (II. Aufl., 1877) erwähnt werden mögen.

Bei Bastzellen einer brasilianischen Bauhinia spec. zeigte sich, um gleich ein Beispiel der in Betracht kommenden Erscheinungen anzu-

führen, die deutlich abgesetzte äußere Membranlamelle (primäre Membran) in der Randansicht auf Längsschnitten einfach brechend. Bei gekreuzten Nicols und über einem Gipsblättchen Rot I weist die äußere Membran das Rot des Blättchens auf, wenn die Zellachse in die Richtung der größten Achse des Blättchens fällt, d. h. also, wenn diese beiden Achsen übereinanderliegend einen Winkel von 45° mit den Polarisationsebenen bilden (Diagonalstellung). Dagegen zeigt bei derselben Orientierung die bis auf ein strichförmiges Lumen verdickte sekundäre Membran in Rand und Fläche kräftige Additionsfarben (Blau II).

Auf dem Querschnitt tritt die Verschiedenheit der beiden Membranlamellen ebenfalls deutlich hervor, aber hier ist umgekehrt die verdickte Innenmembran so gut wie unwirksam, während die Außenlamelle stärkere Farben zeigt. Ganz ähnlich verhält sich Bauhinia anguina Roxb. Jedenfalls zeigt dieses Verhalten, welches, wie schon im „Mikroskop" angegeben wird, auch bei einer Reihe anderer Stereïden zutrifft (Tracheïden von manchen Koniferen), daß entweder die Membran hier in ihren äußeren Schichten eine ganz andere Lagerung der Mizelle haben muß, wie in den inneren, oder daß vielleicht auch die optische Dichtigkeit bzw. die chemische Beschaffenheit der einzelnen Lamellen voneinander abweicht.

Fassen wir zunächst die erste der angegebenen Möglichkeiten ins Auge.

In dem gewählten Beispiele von Bauhinia bilden die Mizellarstreifen der äußersten Lamelle, wie sich direkt zeichnen und messen läßt, Winkel von 73—84° mit der Zellachse, die der starken inneren (sekundären) Lamelle dagegen solche von 10°. Dabei sind die äußeren Streifen südwestlich, die inneren südöstlich geneigt, so daß sie untereinander $(73 + 10) = 83^{\circ}$ oder $(84 + 10) = 94^{\circ}$, also ungefähr 90°, bilden.

Diese verschiedene Neigung der Mizellarreihen muß allein schon ihren Ausdruck in der Verschiedenheit der Polarisationsfarben finden. Es ist nämlich bekannt, daß die größte Achse des Elastizitätsellipsoids in die Richtung der Streifen fällt. Auf Längsschnitten sind nun aber die Streifen, also auch die größte Achse, nur wenig zur Ebene des Objekttisches geneigt, wenn wir die innere Membranlamelle in Betracht ziehen. Durchgehende polarisierte Lichtstrahlen treffen die größte Achse bes Ellipsoids nahezu senkrecht. Auf dem Querschnitte dagegen stehen dieselben Streifen sehr steil aufgerichtet, so daß die Strahlen des durchgehenden polarisierten Lichtes fast parallel zu ihnen laufen. Im

ersten Falle reagieren sie durch kräftige Additionsfarben, verstärken also die Wirkung des Gipsblättchens, im letzten Falle aber ist ihre Wirkung unerheblich, die Membran reagiert neutral. Da die Streifen in der äußeren Schale unter einem Winkel von ca. 90° zu den vorigen geneigt sind, so muß sich die äußere Membranlamelle auf dem Querschnitt verhalten, wie die innere auf dem Längsschnitt.

Betrachten wir jedoch diese Verhältnisse noch etwas genauer. Bekanntlich ist die Wirkung der polarisierten Lichtstrahlen abhängig von der Lage des Elastizitätsellipsoids des Objekts und dem Schnitt durch dasselbe, der parallel zum Objekttisch gelegt ist. Letzterer wird die wirksame Elastizitätsellipse genannt (vergl. hierzu „Mikroskop", pag. 318). Das Elastizitätsellipsoid sei, wie für die meisten Fälle konstatiert worden ist, dreiachsig, die größte Achse sei a, die mittlere b und die kleinste c. Dann ist weiter für die Membranen der Stereïden mit longitudinalen Poren festgestellt worden, daß die größte Achse des Ellipsoids in die Richtung der Streifen resp. Poren, also longitudinal, die mittlere quer tangential und die kleinste radial fällt[1]). „Soweit bekannt, verhalten sich die Bastzellen mit schiefen Poren mutatis mutandis ebenso."

Danach ist also für Stereïden mit linksschiefen Poren die größte Achse des Ellipsoids in der Richtung dieser zu suchen, die mittlere tangential und schief zur Zellachse, die kleinste radial und senkrecht zur Zellachse. Im „Mikroskop" findet sich folgende hier interessierende Angabe (II. Aufl., pag. 325):

„Die Achsen der Elastizitätsellipsen, welche bei Flächenansichten wirksam sind, erweisen sich beim Drehen stets als Achsen des Ellipsoids. Die vorkommenden Richtungsverschiedenheiten beziehen sich also nur auf die Lage derselben innerhalb einer Ebene, d. h. auf die Winkel, welche die Achsen mit der Längs- und Querrichtung der Zelle bilden. Auf senkrecht zur Membranfläche geführten Schnitten verläuft dem entsprechend eine Achse der wirksamen Elastizitätsellipse in der Richtung der Schichten; die andere steht senkrecht darauf und ist zugleich Achse des Ellipsoids. — Von den Membranen der Gewebezellen gilt, soweit sie bekannt sind, dasselbe; allein die Beobachtung wird hier durch den Umstand erschwert, daß die beiden Lamellen, woraus die Scheidewände bestehen, eigentlich zwei Objekte darstellen, deren Elastizitätsachsen möglicherweise sehr verschieden orientiert sind."

---

1) Schwendener, Über Quellung und Doppelbrechung. Ber. d. Akad. Berlin 1887, pag. 675.

Diese hier angedeutete Möglichkeit der verschiedenen Orientierung der Elastizitätsachsen in den einzelnen Membranlamellen ist, wie die Streifung schon zeigt, bei den Rindenbastzellen von Bauhinia sicher vorhanden. In der äußeren primären Membranlamelle bildet die größte Achse 73°—84° mit der Zellachse, in der sekundären inneren dagegen 10°.

Denken wir uns nun für diesen Fall die wirksamen Elastizitätsellipsen durch Schnitte parallel zum Objekttisch durch das Ellipsoid konstruiert, so wird auf dem Längsschnitte in der inneren Lamelle die Längsachse der Ellipse nur wenig kleiner als a, die größte Achse des Ellipsoids, sein (angenähert a cos 10°), die senkrechte Achse dazu aber gleich c. In der äußeren Membran dagegen, wo das Ellipsoid gegen 80° geneigt ist zur Zell- achse, wird die größere Achse der wirksamen Ellipse nur wenig größer als b sein (angenähert b : cos 10; cos 10° = 0,9848). Die andere Achse ist auch hier wieder c. Danach würde in der inneren Lamelle die wirksame Ellipse angenähert die Achsen a und c, in der äußeren b und c besitzen.

Der Unterschied der Achsen a und c ist aber bedeutender als der von b und c, ja, da b und c oft nur wenig verschieden (vergl. „Mikroskop", pag. 358 [Abies excelsa]), so wird an dünnen Lamellen (da die Ellipse sich der Kreisgestalt nähert) die Membran sehr schwach doppeltbrechend erscheinen. Das stimmt denn auch mit der Beobachtung überein. Die innere sekundäre Membran mit der Ellipse a : c zeigt auf dem Längsschnitt lebhafte Farben, sie ist, wie der größere Achsenunterschied klar macht, stark doppeltbrechend. Die äußere primäre Membran ist entsprechend der kreisähnlichen Ellipse einfach brechend.

Betrachten wir noch einen Querschnitt der Zelle, so sind die Verhältnisse, wie leicht zu übersehen, hier in bezug auf die innere und äußere Membran einfach vertauscht, die äußere zeigt stärkere Doppelbrechung als die innere. Auch das stimmt mit den beobachteten Tatsachen überein.

Wenn auch demnach der Verlauf der Mizellarreihen in den verschiehenen Schalen der Membran ausreicht, ihr optisches Verhalten zu erklären, so möge hier doch noch die Möglichkeit der Wirkung von Dichteverschiedenheiten und chemischen Variationen betrachtet werden.

Es ist schwer, über die Dichte von Membranlamellen und Verschiedenheiten derselben bestimmte Angaben zu machen. Derartige Verschiedenheiten müßten aber jedenfalls, wie die hellen und dunklen Streifen der Membran, sich schon durch Abstufungen in der Helligkeit bemerkbar machen, was bei den primären und sekundären Schichten

jedenfalls nie in der Weise wie bei der Streifung hervortritt. Da sich die Lamellen auch gegen Quellungsmittel gleich verhalten, mit Ausnahme des Mittelhäutchens, und da ferner stets sehr dünne Schichten zur Wirkung kommen, so wird man diesen Faktor vernachlässigen können.

Von chemischen Verschiedenheiten ist zunächst die Verholzung zu beachten. Von dieser ist durch Untersuchungen mehrerer Forscher festgestellt, daß sie keinen Einfluß auf die Doppelbrechung ausübt (Schwendener, Remec).

Dagegen erzeugt die Kutikularisierung wesentliche Änderungen der Doppelbrechung. Die Unlöslichkeit der Mittellamelle und der primären Schichten in konz. H_2SO_4 hat zu der Annahme geführt, die Mittellamelle sei als kutikularisiert oder verkorkt anzusehen. So sagt beispielsweise Strasburger (Zellhäute, pag. 52/53), daß bei der Einwirkung konzentrierter Schwefelsäure auf das Holz der Kiefer oder Fichte die sekundären Verdickungsschichten sehr stark aufquellen und sich schließlich lösen. „Das Grenzhäutchen (Innenlamelle) widersteht besser der Quellung und tritt deutlich hervor. Zwischen den quellenden Verdickungsschichten zeichnen sich alsbald die primären Wände, von welchen schließlich nur das gelbbraun sich färbende zarte Netzwerk der Mittellamellen zurückbleibt.“ Nach Dippels Ansicht, die wohl die größte Wahrscheinlichkeit hat, besteht die Mittellamelle stets aus drei Teilen, der mittleren Teilplatte (Interzellularsubstanz), aus der Substanz der kambialen Scheidewand hervorgegangen, und den primären Zellhüllen. „Diese bilden zusammen die primäre Wand, die mittlere Lamelle derselben ist die ursprünglich einfache Kambiumwand, sie ist es, die kutikularisiert. An den radialen Wänden sind kutikularisierte Mittellamellen und Zwickel das Produkt der ursprünglich dicken, mit Grenzhäutchen versehenen Kambialwandung, welche ebenfalls durch eine primäre Verdickungsschicht zur primären Wandung ergänzt wurde.“ (Vgl. Strasburger, l. c. pag. 53.)

Den hier entwickelten Ansichten über den Bau der primären Wand aus drei Lamellen, von denen die innerste sehr fein und kutikularisiert ist, kann man sich wohl unbedenklich anschließen. Die primären Verdickungsschichten auf beiden Seiten der Interzellularsubstanz sind aber jedenfalls nicht kutikularisiert, was ja auch aus Strasburger's Darstellung hervorgeht. Es liegt also auch kein Grund vor, ein abweichendes optisches Verhalten dieser Lamellen anzunehmen, etwa nach der Art des von Ambronn konstatierten abweichenden Verhaltens der Kutikula von Blättern im polarisierten Licht. Ambronn

fand bekanntlich, daß die Kutikula beim Erhitzen in Glyzerin ihre Eigenschaft, das Licht doppelt zu brechen, verliert, beim Abkühlen aber wiedergewinnt, abgesehen von der abweichenden Orientierung des Elastizitätsellipsoids im Vergleich zu der darunter liegenden Zellwand. Man kann sich von diesem Verhalten an Schnitten durch Agaveblätter mit ihrer Epidermis überzeugen. Behandelt man aber Querschnitte von Stereïden von Bauhinia, Pinus silvestris und Picea excelsa in dieser Weise, so gelingt es nicht, die Farben der primären Verdickungsschichten der Mittellamelle zum Verschwinden zu bringen, worin man eine Bestätigung der Annahme erblicken kann, daß von einer Verkorkung oder Kutikularisierung dieser Schichten keine Rede sein kann. Eine Beobachtung der optischen Eigenschaften der „Interzellularsubstanz" selbst ist wegen der großen Feinheit nach meinen Erfahrungen unmöglich. Die Möglichkeit, daß sie kutikularisiert, ist nicht ausgeschlossen, sie übt jedoch keine wahrnehmbaren optischen Effekte aus, da sie zu dünn ist.

Es ergibt sich demnach aus diesen Betrachtungen, daß die Wirkung der Dichteverschiedenheiten und der chemischen Differenzen keine Rolle spielt, die Doppelbrechung dünner Schnitte wird nicht merklich durch diese Faktoren beeinflußt. Die Beobachtung der Winkel, welche die Streifung in den einzelnen Lamellen bildet, und die Erscheinungen im polarisierten Licht stehen im Einklang, so daß zwischen Streifung und optischen Erscheinungen einfache Beziehungen bestehen, die oben für Bauhinia näher auseinandergesetzt wurden.

Ein Verhalten entsprechend dem von Bauhinia zeigen nun die auch ähnliche Streifungsverhältnisse aufweisenden Stereïden von Cannabis sativa, Fagus silvatica (Libriform), Abies pectinata, Picea vulgaris, Pinus silvestris, Larix decidua (Tracheïden), Chamaerops humilis, Phormium tenax. Natürlich sind im einzelnen kleine quantitative Unterschiede bei den genannten Arten vorhanden, meist aber ist die Beobachtung doch so, daß unter dem Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nicols und unter Benutzung des Gipsblättchens Rot I die Innenmembran an Querschnitten fast neutral reagiert, also das Rot des Blättchens zeigt, während die Außenlamelle starke Farben, meist blau II oder gelb I hervortreten läßt. Bei Cannabis ist die Mittellamelle sehr fein. An sehr dünnen Querschnitten aber kann man doch an der Mittellamelle grünblau II wahrnehmen, während die Innenmembran blau II zeigt. Noch schwieriger ist die Beobachtung bei Linum wegen der überaus großen Feinheit der Mittellamelle. Ganz besonders auffallend und schön tritt die besprochene Erscheinung des Farbenunterschieds beim Libriform

von Fagus und an Tracheïden von Abies hervor, und auch die übrigen genannten Hölzer zeigen sie typisch.

Gleiche Farben der Lamellen in dem obigen Sinne zeigen nach meinen Beobachtungen dagegen nur verhältnismäßig wenige Bastzellen. Dazu gehören Caryota urens, Cocos nucifera, Chlorogalum, Agave americana (annähernd), Monstera deliciosa, Fourcroya Bast (letztere beide nur annähernd), Arenga saccharifera, ferner gehört hierher das Holz von Vinca minor, Clematis Vitalba. Bei Clematis zeigen die stark verdickten Holzzellen, welche gruppenweise die großen Gefäße flankieren, durchaus gleiche Polarisationsfarben der dicken Mittellamelle und der Innenmembran. Auch alle anderen Elemente des Querschnittes des Holzkörpers lassen kein abweichendes Verhalten der Mittellamelle erkennen. In der Längsansicht zeigen alle diese Zellen, soweit sie nicht halbiert sind, mit seltenen Ausnahmen ein solches Verhalten, daß entsprechend der Porenschiefe von 44—49° in Parallelstellung zum Gipspfeil Gelb I statt des normalen Blau II hervortritt[1]. Typisches Libriform ist hier übrigens nur in geringem Prozentsatz vorhanden, dagegen viel spiralig verdickte Elemente.

Der eigentliche Bast der Rinde dagegen zeigt an sehr dünnen Querschnitten die Mittellamelle leuchtend (blau und gelb) mit Gips Rot I, die Innenmembran aber farblos, d. h. vom Rot des Blättchens.

Bei der Beobachtung der Farben mit dem Polarisationsmikroskop sind oft kleine Schwierigkeiten zu überwinden. Man darf nur ganz ebene, sehr dünne und genau senkrecht zur Achse geführte Schnitte untersuchen. Bei dickeren Schnitten zeigen die Membranen gleichmäßig Weiß höherer Ordnung. Ganz regelmäßig und schön erhält man auf Querschnitten die Mittellamelle blau bezw. gelb, die Innenmembran im Rot I des Gipsblättchens bei Fagus silvatica (Libriform), bei Picea und Pinus, bei Glycine, bei Aspid. spinulosum (Stereïden des äußeren

---

1) Die Wirkung des entgegengesetzten Verlaufs der Streifung auf den beiden Seiten des Zellzylinders ist von Correns (l. c. pag. 292) erörtert. „Infolge des Sichkreuzens der Bänder (Streifen) auf der zu- und abgewandten Seite und in derselben Membran in den inneren und äußeren Schichten ist ein und dieselbe Bastzelle verschieden stark doppelbrechend, bei steiler Streifung am stärksten, bei einer Neigung von 45° zur Zellachse tritt überhaupt keine Doppelbrechung auf — an lokal erweiterten Stellen läßt sich das schön beobachten (Vinca), weil die Systeme sich sogar gegenseitig in ihrer Wirkung aufheben können. Nach N. J. C. Müller (Polarisationserscheinungen usw., - Pringsh. Jahrb., Bd. XVII, pag. 20) soll bei lokal erweiterten Bastfasern von Vinca dort, wo die Erweiterungen beginnen, die längere Achse des Ellipsoides quer zur Längsrichtung der Fasern stehen, was ich nie gesehen habe.“

mechanischen Ringes im Blattstiel). Bei dem letzteren Objekt kann an etwas dickeren Schnitten der Unterschied zwischen der primären Lamelle und der sekundären Verdickung in Hellblau zu Violett bzw. Hellgelb zu Braungelb übergehen. Dieses Verhalten findet man auch bei Abies und Pinus Mughus.

Ganz regelmäßig gleiche Farben zeigen sich an primären und sekundären Verdickungsschichten des Querschnitts von Kokosfasern, von Chlorogalum, hier mit schönen mehrfachen Lamellen, bei Clematis Vitalba (Libriform), Vinca minor (Libriform). Etwas stärkere Farben zeigen (wieder entsprechend den kleinen Differenzen der Streifungswinkel) die primären Membranen bei Agave, Monstera und Fourcroya. Caryota zeigt durchaus gleiche Farhen der Mittellamelle und Innenmembran. Jedoch tritt hier, falls die Schnitte etwas schief zur Zellachse geführt sind, die eigenartige Erscheinung ein, daß die Farben immer nur auf einer Seite erscheinen, also z. B. die rechts liegende sekundäre Membran und die links anstoßende Mittellamelle gleich blau erscheinen, während die nun links anstoßende sekundäre Membran der Nachbarzelle neutral erscheint. Ebenso verhält sich oft auch Agave und Fourcroya, während bei Arenga, wo die Mittellamelle sehr dick ist und in zwei deutliche Lamellen zerfällt, ein regelmäßiger Wechsel eintritt, daß immer die rechts vom Lumen liegende sekundäre Membran und die rechte Mittellamelle gleiche Farben zeigen, die andern neutral reagieren. Ich führe diese Erscheinung darauf zurück, daß bei etwas schief geführten Schnitten in der rechten Wand die Neigung der optischen Achsen anders ist als in der linken (vgl. dazu Mikroskop, II. Aufl., pag. 349: Neigung von zylindrischen Objekten). In vielen Fällen ließ sich auch durch Drehung des Spiegels der Farbeneffekt auf die andere Seite schaffen, was auf Reflexionserscheinungen hindeutet. Mitunter treten auch infolge nicht ganz glatt durchschnittener Ränder der Zellen Zerrungen nach der Richtung des geführten Schnittes ein, wodurch die Fibrillen der Membran am Rande horizontal gelegt werden und sofort die entsprechenden Farbenerscheinungen seitlich und horizontal ausgestreckter Micellarstreifen erscheinen.

In allen diesen Fällen entspricht die Farbenerscheinung vollständig der beobachteten Streifung der einzelnen Lamellen.

Apocynum cannabinum und Boehmeria nivea (Ramié) gehören zu den Bastzellen, die sich durch sehr deutliche „Doppelmembranen“ auszeichnen. Hier ist außer den zwei Lamellen der Doppelmembran, die gleiche Farben erzeugen, eine Mittellamelle kaum wahrnehmbar. Jedoch

soll nicht behauptet werden, daß sie überhaupt nicht vorhanden ist. Es ist wohl die Annahme wahrscheinlicher, daß sie infolge ihrer sehr großen Feinheit optisch schwer nachzuweisen ist und erst bei der Auflösung der Membran in konzentrierter Schwefelsäure sichtbar wird. Dasselbe ist bei Boehmeria der Fall. Hier muß man besondere Sorgfalt bei der Herstellung dünner Schnitte anwenden, da die Faser auf dem Querschnitt optisch sehr stark reagiert und man sonst Farben höherer Ordnung erhält. Da auf das dünne Außenhäutchen dieser Bastzellen gleich die sehr dicke äußere Lamelle (mit Rechtsstreifung) der Doppelmembran folgt, so ist wohl anzunehmen, daß diese rechtsläufig gestreifte Lamelle als primäre Membran anzusehen ist, die sich hier sehr stark entwickelt hat. Denn auch in den meisten sonst beobachteten Fällen ist die primäre Verdickungsschicht rechtsläufig gestreift. Die so außerordentlich feine Außenhaut enthält wohl außer der Mittellamelle (im strengen Sinne) keine primären Schichten.

Die Farben der wirklichen Mittellamelle (Interzellurlarsubstanz) sind schwer festzustellen. Nach einigen Beobachtungen an Querschnitten der Tracheïden von Pinus Mughus und von Abies pectinata ist die Doppelbrechung etwas schwächer auf diesen Schnitten als bei der primären Membran. Dagegen zeigt hier das „Grenzhäutchen“, das das Lumen der Zelle innen auskleidet und das, wie die Interzellularsubstanz, in konz. H_2SO_4 unlöslich (kutikularisiert?) ist, dieselben Farben wie die primäre Membran, hebt sich also kräftig von der starken sekundären Membran ab.

Zusammenhang zwischen der Zellwandstruktur und der Dehnbarkeit.

Es wird, auch ohne daß darauf besonders hingewiesen wurde, dem aufmerksamen Leser die Tatsache nicht entgangen sein, daß unter der Gruppe der gleiche Farben aller Membranlamellen im Polarisationsmikroskop gebenden Fasern sich sämtliche wiederfinden, die als duktil zu bezeichnen sind. Wenn nun die gleichen Farben auf einen gleichen Verlauf der Reihen der kleinsten Teilchen, seien es Mizellen oder andere, in den Zellwandlamellen hinweisen und ein derartiger Verlauf auch durch direkte Beobachtung der Streifung sichergestellt ist, so scheint dies in der Tat eine Bedingung für das Auftreten von starker Dehnbarkeit zu sein.

Da aber alle duktilen Fasern einen großen Neigungswinkel der Mizellarreihen zur Zellachse in den Membranen aufweisen, so ist die

Annahme nicht von der Hand zu weisen, daß die Duktilität auch hiermit in Zusammenhang steht.

Für diese letztere Ansicht scheint, ganz abgesehen von Caryota, Cocos und Agave, besonders auch das Verhalten des Rotholzes der Douglasfichte zu sprechen. Dasselbe zeigt im frischen Zustande die auffallende geschmeidige Dehnbarkeit von 5—7 % (vgl. auch pag. 210), das ist für Stereïden des Holzes etwas Außergewöhnliches. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß die Poren der sekundären Schichten die starke Neigung von 50—70° aufweisen, und im polarisierten Licht ergeben alle Zellen Subtraktionsfarben, wenn sie in die Diagonalstellung parallel zur größeren Achse des Gipsblättchens bei gekreuzten Nicols beobachtet werden.

Endlich sei hier noch als ebenfalls für die obige Annahme sprechend das Verhalten der Stereïden der Doldenstielchen von Daucus Carota angeführt. Diese zeigen an Streifen von der Unterseite 6,8 % Dehnbarkeit (Durchschnitt von sechs Versuchen, Maximum 10 %), an Streifen von der Oberseite dagegen nur 3,07 % (sechs Versuche, Maximum 3,5 %). Es ist durch die Untersuchungen Kleins über die Bewegungen der Doldenstielchen und ihren Mechanismus bekannt geworden, daß die Stereïden von der Unterseite der Inflorenszenzachsen quergestellte Poren besitzen. Jedoch ist das, wie ich mich überzeugt habe, nur an der starken Außenlamelle der Fall; die dünne Innenlamelle ist mit Spiralstreifen versehen. Dagegen besitzen die Stereïden der Ober- resp. Innenseite der Doldenstielchen in der Hauptmembran schief gestellte Poren. Der Vollständigkeit wegen sei noch bemerkt, daß die Dehnungsproben an Doldenstielchen ausgeführt wurden, die dem Herbarium entnommen und 24 Stunden in Wasser gequollen waren.

Eine nachträgliche Untersuchung frischer Doldenstielchen ergab für die Unterseite 11,4 %, für die Oberseite nur 7,6 % durchschnittlich.

Ich habe in folgender Tabelle die Resultate einer ganzen Anzahl von Messungen der Winkel von Poren und Streifen in den Membranen zusammengestellt und gleichzeitig die Bruchdehnung der betreffenden Fasern beigefügt. Die Zahlen für die Porenschiefe sind außer denjenigen für Picea, welche um je 20 Messungen nach Zeichnung mit der Kamera gewonnen waren, keine Durchschnittszahlen. Es wurden meist nur drei Winkelmessungen angestellt, was aber für unsere Zwecke ausreichend erscheint.

Die geringe Dehnbarkeit ohne dauernde Verlängerung der meisten unverholzten Fasern fällt zusammen mit zur Längsrichtung der Zelle fast parallelem Verlauf ihrer Poren, wie das beispielsweise bei Can-

Abstammung der Faser	Neigung der Streifen in der primären Membran	Neigung der Streifen in der sekundären Membran	Bruchdehnung	Bemerkung
Caryota urens	40—52°	37—44°	bis 27,6 %	lufttrocken
Cocos nucifera	52—54°	30—53°	„ 16,0 %	„
Arenga saccharifera . .	42—62°	36—50°	„ 8,8 %	„
Chlorogalum pomerid. . .	41—50°	39—52°	6,7—10 %	„
Agave americana . . .	25—38°	25—40°	4,4—5,9 %	„
Clematis Vitalba (Libriform)	43—50°	47—55°	3,3—3,4 %	„
Fourcroya gig.	41—55°	10—32°	3—3,4 %	„
Monstera delic.	32—55°	19—33°	1,9 %	„
Agave americana . . .	25—38°	25—40°	20—30 %	frisch
Clematis Vitalba (Libriform)	43—50°	47—55°	14,5—18,6 %	„
Vinca minor (Libriform) .	?	42—54°	3,45—4,26 %	„
Pseudotsuga can. (Tracheïden, Rotholz)	bis 90°	48—71°	4,7—7,0 %	„
Daucus Carota (Doldenstiele, Unterseite) . .	ca. 90°	ca. 45°	6,8 % (Max. 10 %)	in Wasser gequollen
Phormium tenax	50—90°	13—35°	1,36 %	lufttrocken
Chamaerops humil. (Blattfaser)	64—78°	22—27°	1,25 %	„
Picea excelsa (Rotholz) .	bis 90°	40,5°	1,4—2 %	„
„ „ (Weißholz) .	bis 90°	20,5°	1,6—1,9 %	„
Cannabis sat.	bis 90°	4—8°	1,27 %	„
Linum usit.	?	8—13°	1,02 %	„
Boehmeria tenac. . . .	?	4—12°	1,1—1,4 %	„
Morus alba (Bast) . . .	56—67°	9—10°	1,52 %	frisch
Tilia (Bast)	75—86°	7—10°	1,3 %	„
Pirus Malus (Bast) . . .	67—70°	18—23°	2,6—3 %	„
Althaea off. (Bast) . . .	67—90°	3—4°	1,33 %	„
Laportea canad.	?	3—6°	2 % (bis 3,6 % nach Schwendener)	„
Nerium Oleander (Bast) .	?	12—20°	1,07 %	„

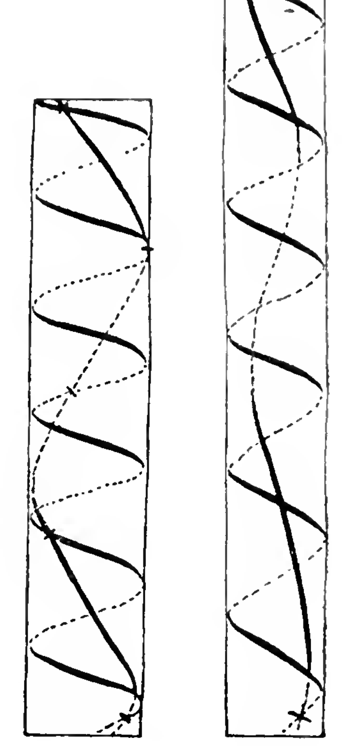
nabis zu beobachten ist. Bei Linum und Urtica dioica (die ebenfalls keine Duktilität besitzt aber in der Tabelle nicht aufgeführt), erreicht die Porenschiefe meist nicht 10°. Bei Laportea canadensis habe ich in drei Fällen Winkel von 3,5 und 6° gemessen.

Es spielen nach alledem jedenfalls mehrere Faktoren bei der Erzeugung der Duktilität mit. Wichtig außer der größeren oder geringeren Steilheit der Mizellarreihen scheint vor allem der gleiche Verlauf der Mizellarspiralen in allen Schichten der Zellwand zu sein, ohne den niemals Duktilität zu beobachten ist.

Versuch einer Erklärung der Beobachtung, daß Duktilität nur bei gleichem Streifenverlauf in den verschiedenen Membranlamellen auftritt.

Geht man von der wohlbegründeten Annahme aus, daß die Membranlamellen aus schraubig verlaufenden Fibrillen zusammengesetzt sind,

so kann man sie in ihrem Verhalten gegen äußere Kräfte mit Spiralen aus Metalldrähten vergleichen. Von dem Verhalten solcher Metallspiralen kann man sich leicht durch einen sehr einfachen Versuch überzeugen. Man wickle einen elastischen Metalldraht, beispielsweise Kupferdraht, um einen Bleistift, so daß er eine steile Schraubenlinie bildet. Darüber lege man einen zweiten Draht in flachen Windungen in der Weise, daß auf eine vollständige Windung der steileren Spirale zwei oder mehrere Windungen der flacheren kommen (Fig. 7). Beide Spiralen berühren sich natürlich an allen Kreuzungspunkten, da sie ja über denselben zylindrischen Bleistift gewickelt sind. Versucht man jetzt die Spiralen auszudehnen, ohne den Bleistift zu entfernen, so zeigt sich daß dieses unmöglich ist. Eine Verlängerung der Spirale setzt nämlich ein Engerwerden der Spiralen voraus, woran aber die Festigkeit des Bleistiftholzes hindert.


Fig. 7 (vgl. Text).

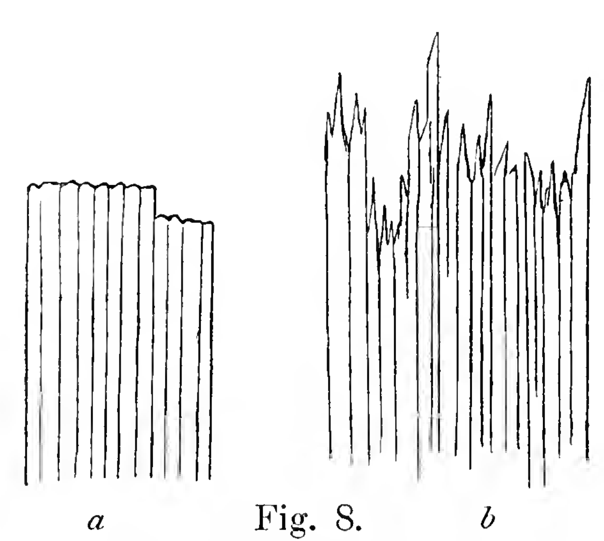
Entfernt man jedoch den Bleistiftkern vorsichtig ohne Deformation der Spiralen und übt einen Zug auf die übereinander liegenden Windungen aus (wobei zwei Punkte oben und unten vereinigt festgehalten werden), so lösen sich die Drähte der inneren Spirale von der äußeren los. Die innere Spirale, welche steilere Windungen besitzt, streckt sich eher gerade als die äußere, wenn wir gleich diesen äußersten Fall in Betracht ziehen. Das ist aber nur möglich, wenn die Spiralen sich von einer sie ursprünglich gemeinsam einschließend berührenden Röhrenwand entfernen, natürlich nach innen. Es ist also eine Kraftkomponente senkrecht zur Länge der Röhre vorhanden. Diese wird bei der steileren Spirale größer sein als bei der flacheren. Um das einzusehen, braucht man sich, wie gesagt, nur den Grenzfall vorzustellen, bei welchem die steilere innere Spirale zur geraden Linie ausgezogen ist, die äußere aber noch nicht. Beide Spiralen entfernen sich also an allen denjenigen Punkten voneinander, an denen sie sich vorher berührten. Sie lösen sich voneinander los, wie der Versuch bestätigt.

Wenden wir dies auf unsere Zellmembranen an, so braucht nicht weiter auseinandergesetzt zu werden, daß bei allen Membranen, deren Wände aus zwei Lamellen von verschieden steilen Mizellarspiralen bestehen, die Gefahr des Loslösens bei starkem Zug besteht, wobei dann sofort Bruch eintritt.

Diese theoretische Betrachtung entbehrt nicht der Grundlage der Beobachtung. Man kann tatsächlich an den Bruchstellen von durch Zug zerrissenen Zellen Erscheinungen wahrnehmen, die hiermit in Einklang stehen.

Beobachtungen an Bruchstellen zerrissener Faserstränge.

Es ist eine auffallende Erscheinung, daß die Enden der Faserstränge, welche bei gewaltsamem Zerreißen an der Bruchstelle entstehen, bei Betrachtung mit der Lupe oder mit dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung ein ganz verschiedenartiges Aussehen zeigen, je nachdem die Faser duktil oder nicht ist. Im ersten Falle erscheint die Fläche der Bruchstelle fast eben oder doch nur schwach höckerig (vgl. Fig. 8 *a*), im anderen Falle jedoch treten einzelne Zellenden weit aus der Bruchfläche hervor, die Stereïden sind teilweise aus ihrem Verbande herausgerissen und das Ganze zeigt mitunter eine Oberfläche, die ähnlich einer Bürste, gebildet aus den hervortretenden Zellenden, eine in der Tat ganz eigenartige Erscheinung (vgl. Fig. 8 *b*). Es lösen sich demnach hier die Membranen aneinander grenzender Stereïdenzellen streckenweise los, sobald sie stark gedehnt werden, was eben seine Ursache in der verschiedenen Dehnungsfähigkeit der inneren stärkeren Lamellen der Membran und der sie verbindenden Interzellularschichten hat, entsprechend der steileren und flacheren Spirale unserer vorigen Betrachtung. Ganz besonders deutlich tritt dieses Verhalten bei dem Holz von Fagus silvatica hervor.



a Fig. 8. *b*
Bruchstellen von Fasern.
a Arenga; *b* Fagus.

Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man weitere Einzelheiten. Da findet man bei Präparaten von Larix und Picea an einzelnen Stellen abgelöste Stücke der äußeren Membranlamelle (vulgo Mittellamelle) mit zackigem Rande über der inneren Membran der Zelle liegend. Die Streifung der äußeren Haut ist meist deutlich anders verlaufend als die der inneren. Häufig werden auch schraubig verlaufende Bänder der Innenmembran an der Bruchstelle herausgerissen. Alle diese Beobachtungen beweisen, daß tatsächlich eine Trennung der Membranschichten bei starker Dehnung stattfindet, wenn der Streifenverlauf in den einzelnen Lamellen in erheblichem Maße verschieden ist.

Zweckmäßigkeit duktiler Stränge für bestimmte Fälle.

Wie in der Technik für bestimmte Zwecke die Anwendung fester, aber zäher Stoffe unentbehrlich erscheint, so wird auch bei den Konstruktionen des Pflanzenkörpers die Verwendung duktiler Stränge mitunter von Vorteil sein können. Konstruktionen, welche ihre Form dauernd und unveränderlich beibehalten sollen, wie freistehende Stämme, Stengel, Äste usw., dürfen allerdings nicht aus weichem, dehnbarem Material hergestellt werden. Aber wie ein Wasserleitungsrohr, das sich an der Wand eines Zimmers hinzieht, ohne Nachteil aus unelastischem, zähem Bleirohr hergestellt werden kann und infolge der Zähigkeit des Bleimetalles gegen Bruchgefahr bei Biegungen besser gesichert ist, als wenn es aus hartem, sprödem Material hergestellt wäre, so können auch die Wasserleitungsröhren der Pflanze, die Gefäße, vorteilhaft aus zähem Material aufgebaut werden. Das zeigt sich denn auch auf das schönste an den Gefäßen der Blattstiele des „dornigen Wurmfarns“ (Aspid. spinulosum) und des Wegerichs, deren Dehnbarkeit die enormen Werte von 16 resp. 40 % erreicht. Auch der leitende Weichbast schließt sich in seinem Verhalten genau an seine Begleitung, d. h. an die Gefäßröhren an. In beiden Fällen ist aber auch für Herstellung der biegungsfesten Konstruktion in ausreichender Weise durch andere Teile gesorgt. Der Farnwedel besitzt einen äußeren, starken „mechanischen Ring“ nach Art der hohlen Säule, welche alles andere in seine schützende Höhlung aufnimmt, während der Blattstiel von Plantago durch einen äußeren Mantel von Kollenchym genügend gegen äußere Einflüsse in seinem kurzlebigen Dasein geschützt ist.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei dem Stengel von Clematis und Vinca. Die Holzkörper der Stengel dieser Pflanzen haben nicht die Aufgabe, senkrechte biegungsfeste Konstruktionen darzustellen. Die niederliegenden Stengel von Vinca erheben sich nie durch eigene Kraft vom Erdboden und bei Clematis ist die Lebensweise als Schlingpflanze und Liane allgemein bekannt. Für Pflanzen, die sich an fremden Gegenständen befestigen müssen, um zum Lichte emporzudringen, und die dabei mehrjährige Holzstengel entwickeln, wird es offenbar von Vorteil sein, wenn sie nach Art eines Drahtes oder biegsamen Seiles allen Formveränderungen ihrer Stütze folgen und sich anpassen können. So scheint mir die zähe Biegsamkeit des frischen Holzes bei Vinca und besonders bei Clematis Vitalba (bis 18 % Dehnbarkeit) als zweckmäßige Einrichtung wohl begründet zu sein, da sie das Klettern des Gewächses unterstützt. Dabei zeigt sich, daß der spröde, nicht duktile Bast der Rinde sich streifenweise loslöst und alljährlich abgeworfen wird. Er

hat offenbar nur lokale mechanische Aufgaben zu erfüllen zum Schutze des alljährlich erneuten Weichbastes der Rinde. Was die Lebensweise der Schlinggewächse, Lianen usw., betrifft, so sagt schon Kerner (Pflanzenleben I, pag. 444), daß Vorrichtungen, welche die Tragfähigkeit und Elastizität erhöhen, bei ihnen überflüssig sind, da diese Aufgabe von der Stütze übernommen wird; dagegen ist der Schutz gegen seitlichen Druck dringend nötig. Die Biegungsfähigkeit ist ein Haupterfordernis für den Lianenstamm, und sie sind daher oft wie ein tordiertes Seil oder Kabel gebaut, wobei Zugfestigkeit und Biegsamkeit zugleich erreicht wird (vgl. auch Haberlandt, Phys. Pflanzenanatomie, II. Aufl., pag. 524). Die Zerklüftung des Holzkörpers in einzelne getrennte Stränge ist ein Mittel, diesen Anforderungen zu genügen und so entsteht der merkwürdige anatomische Bau der Lianen, der so oft und eingehend Gegenstand botanischer Untersuchung gewesen ist (vgl. die Literatur hierüber bei Haberlandt).

Daß einzelne Lianen ein besonders dehnbares, in seinen Eigenschaften dem schmiedeeisernen Drahte ähnliches Material verwenden, um Biegsamkeit zu erreichen, ist meines Wissens noch nicht bekannt geworden und ist jedenfalls ein interessantes Beispiel dafür, wie die Pflanze auf verschiedenem Wege zu demselben Ziele gelangt.

Wenn man aber hieraus schließen möchte, daß alle Schlinggewächse diese Anpassung an ihre lianenartige Lebensweise zeigen, so irrt man sich. Ich habe bei einer ganzen Reihe holziger Schlingpflanzen keine duktilen Holzkörper finden können; das war der Fall beispielsweise bei Glycine, Periploca graeca und Solanum Dulcamara. Diese haben sich offenbar nicht zur Verwendung des passendsten Materials für ihre festen Teile durchgerungen oder sorgen, wie oben angedeutet, in anderer Weise für ihre Bedürfnisse nach dieser Richtung hin.

Was die Blattscheiden der Palmen betrifft, deren Fasern sehr häufig duktile Eigenschaften aufweisen (Caryota, Arenga etc.), so läßt sich dabei folgendes hervorheben. Es ist ein sehr merkwürdiger Anblick, den uns schon eine kleine Palme mit ihrem Büschel von stolzen Blattwedeln bietet, besonders wenn wir die Basis der Blätter an ihrem Ursprunge betrachten. Hier sind die Blätter anscheinend durch braune drahtartige Fasern am Grunde ihrer Stiele unter sich verbunden, wie der Gärtner mit Bast einen Pflanzenteil an der Stütze befestigt. Von der Basis jedes Blattes ausgehend, legen sich die braunen Stränge abgestorbenen Gewebes um sämtliche jüngeren Blätter einschließend herum und bei jedem Blatt wiederholt sich dieses, so daß hier ein ganzes Bündel vielfach miteinander verbundener Stiele entsteht.

Wie verhalten sich aber nun diese Befestigungsfasern der Blattscheiden beim Dickenwachstum des Stammes? Durch jedes neu hervortretende Blatt werden die älteren Blätter nach außen gedrängt und die Spannung der Fasern in den das Ganze einschließenden Blattscheiden erhöht, bis sie schließlich zerreißen und die äußersten Blätter ihren Halt an den übrigen verlieren. Um diesen Moment möglichst lange hinauszuschieben, wird es für die Pflanze von Vorteil sein, wenn die befestigenden Fasern nachgiebig sind und ausziehbar. Die Blattscheiden werden also hier ganz ähnlich in Anspruch genommen wie wachsende Pflanzenteile und wie die letzteren im Kollenchym ein Material besitzen, welches Festigkeit mit einer gewissen Duktilität vereinigt, so ist das auch hier in dem eigentümlichen Bast dieser Scheiden der Fall[1]). So läßt es sich verstehen, daß gerade der aus den Blattscheiden gewonnene Bast von Caryota urens, Kitool genannt, noch im trockenen Zustande eine unelastische Dehnbarkeit von 27 % aufweist, während die Faser der Blattscheiden von Arenga saccharifera sich zwar weniger, aber noch bis zu 4 % duktil zeigt. Die Fasern von Palmen, welche aus den Blattstielen oder Blattspreiten gewonnen werden, zeigen dieses Verhalten nicht. So ist die sog. Indiafaser aus den Blättern von Chamaerops humilis keineswegs duktil, auch die Piassavefasern von Raphia vinifera entbehren jeder erheblichen Duktilität. Sie sind zwar angeblich auch den Blattscheiden entnommen, jedoch zeigt schon ihre Dicke und Starrheit, daß sie zur Ausübung einer Funktion untauglich sind, die auf das Zusammenbinden des Blätterschopfes hinausläuft. Die Caryota Piassave (Kitool), welche, wie einige andere Piassave-Sorten, starke Duktilität zeigt, unterscheidet sich denn auch nach Wiesner (Rohstoffe, II, pag. 411) wesentlich von der westafrikanischen Piassave durch ihre geringe Dicke (nur bis 0,5 mm) und ihr den Roßschweifhaaren ähnliches Aussehen. Es gibt eben in den Blattscheiden der Palmen zwei ganz verschiedene Arten von Fasern, was die Beanspruchung anbetrifft. Das ist bereits von Schwendener in klarster Weise ausgesprochen (Mech. Prinzip, pag. 125). Da heißt es: „Schließlich erwähne ich noch die Blattscheiden der Palmen, welche bekanntlich später, sobald die nächstoberen Blätter entfaltet sind, einen sehr starken Zug auszuhalten haben. Auch hier liegen die Bündel, welche der Scheide die nötige Widerstandsfähigkeit verleihen, in der Mitte des Ge-

---

1) Beim Kollenchym bestehen übrigens die äußeren Membranlamellen aus Pektose, wovon ich mich wenigstens in einzelnen Fällen durch Anwendung des Salzsäurealkohols überzeugte. Sie lassen daher keinen Vergleich zu.

webes, nicht an der Oberfläche; überdies stimmt selbstverständlich die Richtung der Fasern mit derjenigen der Zugkräfte überein. Die letzteren bilden im allgemeinen zwei Systeme, von denen das eine den Wirkungen der Schwerkraft und der entsprechenden Belastungen der Blattspreite durch den Wind, das andere dem Seitendruck des Windes entspricht. Durch die Kreuzung der beiden den Zugkräften entsprechenden Fasersysteme entsteht das bekannte Netzwerk der Blattscheiden.“ Daraus ergibt sich, daß die Blattscheiden (besonders in ihrem mittleren Teile, wo sie in den Blattstiel übergehen) sehr wohl Faserstränge enthalten können, für welche die oben geschilderte Inanspruchnahme nicht in Betracht kommt, und es ist daher auch nicht auffällig, wenn aus ihnen Fasern gewonnen werden, die die gewöhnlichen Eigenschaften des normalen Bastes zeigen, also keine Duktilität besitzen.

Wir kommen zur Betrachtung der Agavefaser. Nach Schwendener (Mech. Pr., pag. 77 resp. 81) gehört das Blatt von Agave zu jenen bilateralen Organen, welche mit einem System innerer Träger versehen sind. Die Stellung der Träger in der Mitte zwischen der Ober- und Unterseite des Blattes ist eine mechanisch ungünstige und kann vom mechanischen Gesichtspunkte aus nicht erklärt werden. Nach Schwendener dienen die Bastscheiden offenbar zunächst den saftleitenden Gefäßbündeln zum Schutz und erst in zweiter Linie zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit. Weiter unten (l. c.) sagt Schwendener direkt, daß bei den fleischigen Blättern von Agave und Fourcroya sowie bei einigen anderen weniger fleischigen Blättern (Dracaena, Yucca usw.) die innere Bogenreihe großer Gefäßbündel „offenbar nicht der Biegungsfestigkeit wegen da sind“.

In diesen Bemerkungen des scharfsinnigen Forschers scheint mir auch schon die Erklärung für das Auftreten der duktilen Stereïden gegeben zu sein. Ist nämlich der Bast nicht zur Herstellung biegungsfester Konstruktionen verwendet, so kann er sich den lokalen Bedürfnissen der Gefäße und des Weichbastes anpassen und nach Art des Collenchyms dem Blatte seine Wachstumsfähigkeit erhalten oder eine gewisse Biegsamkeit erteilen. Es ist sehr merkwürdig, daß die fleischigen Agaveblätter an einem Übermaß von Starrheit zu leiden scheinen, trotzdem sie der biegungsfesten Konstruktionsteile entbehren. Sie erhalten ihre Starrheit in ähnlicher Weise wie der Schlauch einer Feuerspritze, durch den Druck des Wassers, durch den Turgor der Zellen des fleischigen Gewebes, während die starke Epidermis die widerstandsfähige Hülle bildet. Auch den nichtstarren Luftschiffen erteilt man durch das Ballonet in ähnlicher Weise ihre feste Form. Andererseits

sind derartig saftige Pflanzenteile meist sehr lange wachstumsfähig, und bei Agave scheint mir das auch zutreffend zu sein, wenigstens für die Stammteile wird dies von den Autoren mit Nachdruck hervorgehoben (vgl. Pax, Amaryllidaceen, in Engler-Prantl, Pflanzenfam). In diesem Falle trägt die Pflanze durch Anwendung des duktilen Bastes mehr den Bedürfnissen der Gefäße Rechnung. Daß letztere sehr dehnbar, erkennen wir aus ihrem Verhalten bei Plantago und Aspidium.

Überall, wo wir duktile Stereïdenstränge finden, ist es in Pflanzenteilen, die keiner Biegungsfestigkeit bedürfen oder wo sie diese durch andere Einrichtungen, beispielsweise Turgeszenz, erreichen. Das tritt auch hervor bei den Fasern der Hülle der Kokosnuß. Die feste Steinschale hat offenbar kein Bedürfnis, ihre Biegungsfestigkeit durch den äußeren Fasermantel zu erhöhen. Sie hat ganz andere Funktionen auszuüben, ob Erzielung der Schwimmfähigkeit, wie oft behauptet worden ist (Kerner, Pflanzenleben II, pag. 784), oder Schutz gegen mechanische Angriffe[1]) von außen während der Entwicklung des Kerns, kann dahingestellt bleiben. Biegungsfestigkeit herzustellen ist nicht die Aufgabe dieser Fasern, und daher können sie auch der typischen Eigenschaften der normalen Stereïden entbehren, um durch ihre Zähigkeit der Pflanze vielleicht größeren Nutzen zu gewähren. Besonders dick ist die Faserhülle an den gefährdeten Keimlöchern der Steinschale am Grunde der Nuß.

Von den in unserer Tabelle (pag. 250) sonst noch aufgeführten Pflanzen mit duktilen Stereïdensträngen bleiben noch zu erörtern Chlorogalum und Monstera. Die Faser der ersten Art, die ich aus dem Museum der Kgl. Landw. Hochschule[2]) erhielt, entstammt den Zwiebelschalen dieser kalifornischen Liliacee. Daß die Baststränge hier zur Herstellung von biegungsfesten Konstruktionen Anwendung finden, dürfte ausgeschlossen sein und daher die Duktilität derselben erklärlich[3]). Bei der Blattstielfaser von Monstera, welche allerdings nur geringe Duktilität zeigt und getrocknet kaum von normalem Bast zu unterscheiden ist, liegt das nicht so einfach. Der lange Blattstiel trägt die große lederartige Blattspreite und wird daher auf Biegungsfestigkeit erheblich

---

1) Beispielsweise wird angegeben, daß ein Eichhörnchen (Sciurus maximus) Löcher in die Nüsse macht, um die Milch auszusaufen.

2) Durch die Güte des Herrn Geheimrat Wittmack.

3) Man vergleiche hierzu die Abhandlung von Tavels, Die mechanischen Schutzvorrichtungen der Zwiebeln. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. V, pag. 438—458. Die Gattung Chlorogalum ist zwar nicht untersucht, jedoch werden die biologischen Gesichtspunkte und die Bedeutung der Stereïden eingehend erörtert.

in Anspruch genommen. Von den Blattstielen der Palmen unterscheidet er sich aber durch seine Fleischigkeit. Das saftreiche markartige Grundgewebe des Stiels enthält zerstreute Gefäßbündel, welche anscheinend nach keinem mechanischen Gesichtspunkt für Biegungsfestigkeit verteilt sind. Es scheint hier auch Turgeszenz ähnlich wie bei Agave die Biegungsfestigkeit in erster Linie zu beeinflussen. Auch zeigen die Blätter sehr auffallend die Fähigkeit ihre Lichtlage zu verändern, je nach den äußeren Umständen. Diese beiden Gesichtspunkte dürften ausreichen, um das Auftreten schwach duktiler Stränge zu begründen.

Einfluß der Verholzung.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß viele Fasern wirklich große Duktilität nur so lange zeigen, als die Membranen mit Wasser imbibiert sind. So zeigt Agave americana im frischen wassergesättigten Zustande, wie sie aus dem lebenden Blatte gewonnen ist, nach Schwendener 20—30 % Dehnbarkeit. Trocken dagegen reduziert sich diese auf ca. 6 %. Bei Clematis sinkt die Duktilität von 14—18 % im feuchten Zustande auf 3,3—3,4 %, falls sie ausgetrocknet ist (vgl. Tabelle pag. 250). Auch für die Elastizität ist von Schwendener und v. Weinzierl ähnliches gefunden worden; auch der normale Bast ist dehnbarer (innerhalb der Elastizitätsgrenze) so lange er frisch und wasserhaltig ist.

Nur wenige von den bisher bekannten duktilen Fasern behalten auch im trockenen Zustande ihre gewaltige Duktilität, nämlich Kokossowie einige als „Piassave" bezeichnete Fasern (Caryota, Borassus, Arenga, Dictyosperma, Attalea) und diese sind sehr stark verholzt. Sie übertreffen selbst die meisten Hölzer durch ihren Gehalt an inkrustierenden Substanzen. Nach meinen früheren makrochemischen Bestimmungen beträgt derselbe bei Kokosfaser 58,4 %, bei Caryota 59,1. Es liegt nahe, anzunehmen, daß hier die Inkrustierung gewissermaßen die Rolle einer nicht durch Austrocknen verschwindenden Durchtränkung spielt, so daß die Faser auch im lufttrockenen Zustande die Fähigkeit behält, sich geschmeidig ausdehnen zu lassen.

Die Agavefaser mit 46 % Inkrustierung verliert trotz dieser bedeutenden Mengen von inkrustierenden Substanzen beim Trocknen sehr viel von ihrer Dehnbarkeit. Es bliebe noch festzustellen, wie groß die Duktilität der frischen, wasserhaltigen Faser von Cocos und Caryota ist. Durch bloßes Anfeuchten läßt sich allerdings kein ganz sicherer Maßstab finden, denn durch einmaliges Austrocknen können die Eigenschaften der Faser dauernd verändert sein. Es müssen also an Ort

und Stelle an frischem Material Versuche gemacht werden. Danach könnte man den Verlust an Duktilität bei Caryota und Cocos beurteilen und mit dem von Agave vergleichen. Immerhin ist aber doch die Menge der Verholzungssubstanz bei diesen letztgenannten zwei Fasern mehr als 10 % größer und besteht die ganze Faser zu fast zwei Dritteln aus dieser Inkrustierung, während die Zellulose ganz zurücktritt. Es wäre wunderbar, wenn dadurch keine Veränderung der physikalischen Eigenschaften der Zellwände erzeugt würde. Wasser nehmen die Fasern bei ihrer Sättigung bis zu 50 % auf, wie Wiesner (Rohstoffe d. Pflanzenreiches, II. Aufl., Bd. II, pag. 181) angibt.

Ich habe einige Versuche angestellt, um die Wirkung des Anfeuchtens zu erproben. Eine Agavefaser erlangte durch Anfeuchten (24 Stunden in Wasser) 17,3 % Dehnbarkeit gegen 6 % trocken.

Dasselbe Verhalten wie die Agavefaser zeigt in sehr auffallender Weise auch die Faser von Leopoldinia Piacaba (aus dem Hamburger botan. Mus.), die sog. Para-Piassave. Während nämlich im lufttrocknen Zustande die Bruchdehnung hier nur bis 3,85 % erreicht, steigt sie im wassergesättigten Zustande auf die enorme Höhe von 26,5 %. Auch diese Faser ist nicht so stark inkrustiert wie Caryota. Das geht schon daraus hervor, daß ihre Membranen unter dem Mikroskop fast rein weiß erscheinen, im Gegensatz zu Caryota. Die braune Farbe, welche die Para-Piassave makroskopisch zeigt, ist durch den Zellinhalt verursacht. Zu den Verholzungsreagentien verhält sie sich wie Agave.

Eine Caryotafaser, welche ebenfalls 24 Stunden in Wasser gelegen, zeigte 19 % Dehnbarkeit, während trockene Fasern nicht selten 27 % erreichen. Hier ist also keine Erhöhung durch die Quellung erreicht, während bei der weniger verholzten Agavefaser dieselbe deutlich hervortritt.

Diese noch sehr lückenhaften Versuche sprechen dafür, daß starke Verholzung ähnlich der Imbibition mit Wasser eine Erhöhung der Duktilität bewirkt, allerdings nur, wenn sonst die übrigen notwendigen Bedingungen im inneren Bau der Zellelemente Duktilität zulassen.

Über die Verbreitung der unentbehrlichen anorganischen Nährstoffe in den Keimlingen von Phaseolus vulgaris. II.

Von **Leopold Ritter von Portheim** und **Max Samec.**

In unserer ersten Mitteilung[1]) über diesen Gegenstand haben wir über Untersuchungen berichtet, welche den Zweck hatten, die Verteilung der unentbehrlichen anorganischen Nährstoffe in Keimlingen von *Phaseolus vulgaris* festzustellen, wenn die Versuchspflanzen unter sonst gleichen Vegetationsbedingungen in normaler Knopscher Nährlösung oder in einer kalkfreien Lösung gezogen wurden.

Im nachfolgenden soll über Versuche referiert werden, welche eingeleitet wurden, um zu untersuchen, in welchen Mengen diese Stoffe aufgenommen werden können und wie dieselben in der Pflanze verteilt sind, wenn nur einzelne von ihnen oder bestimmte Gemische derselben den Bohnenkeimlingen dargeboten werden.

Wir beschränkten uns vorläufig darauf, diese Fragen für Kalzium und Magnesiumsalze zu prüfen, was zum Teil Nr. 7 und 9 unseres Arbeitsplanes entspricht[2]).

Die Versuchsanordnung war im großen und ganzen die gleiche wie bei unserer früheren Arbeit[3]).

Bei den einzelnen Versuchen wurden 180—310 Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* per $1^1/_2$—3 Liter Nährlösung verwendet.

Die als Kulturgefäße dienenden Porzellanschalen wurden diesmal alle mit Paraffin ausgegossen.

Zur Befestigung des Organtins benutzten wir statt des Bindfadens **S**-förmig gebogene Nickeldrahtstifte, deren Verwendung sich schon bei einer anderen Gelegenheit als sehr praktisch erwies[4]).

Die Versuche gelangten in der Zeit von Oktober 1907 bis Februar 1908 zur Aufstellung.

Die Kulturen einer Versuchsreihe befanden sich unter den gleichen Licht-, Temperatur- (25° C maximal) und Feuchtigkeitsverhältnissen, verschieden waren nur die Kulturflüssigkeiten.

---

1) Portheim, v. L. u. Samec, M., Über die Verbreitung der unentbehrlichen anorganischen Nährstoffe in den Keimlingen von Phaseolus vulgaris I. Flora oder Allg. bot. Zeitung 1905, Bd. 94, H. 2, pag. 263.

2) Portheim, v. L. u. Samec, M., l. c., pag. 266.

3) Portheim, v. L. u. Samec, M., l. c., pag. 266 ff.

4) Portheim, v. L. u. Samec, M., Orientierende Untersuchungen über die Atmung gesunder und infolge von Kalkmangel erkrankter Keimlinge von Phaseolus vulgaris. Wiesner-Festschrift, Wien 1908, pag. 114.

Als solche wurden verwendet:

Destilliertes Wasser,

$\frac{1}{50}$ Normallösung von $Mg(NO_3)_2$,

$\frac{1}{100}$ " " "

$\frac{1}{50}$ " " $Ca(NO_3)_2$

$\frac{1}{100}$ " " "

Ein Gemisch von gleichen Teilen von $\frac{1}{50}$ Norm. $Mg(NO_3)_2$ und $\frac{1}{50}$ Norm. $Ca(NO_3)_2$,

" " " zwei Teilen von $\frac{1}{100}$ " " " einem Teil $\frac{1}{100}$ Norm. $Ca(NO_3)_2$,

" " " einem Teil von $\frac{1}{100}$ " " " zwei Teilen $\frac{1}{100}$ Norm. $Ca(NO_3)_2$.

Die salpetersauren Salze von Kalzium und Magnesium kamen als Lösungen gleicher Normalität in Verwendung um wesentliche osmotische Druckdifferenzen zu vermeiden. — Der Grundgedanke bei unseren Versuchen entspricht der von Benecke[1]) ausgesprochenen Ansicht, daß es sich zunächst darum handeln würde, die Wirkung möglichst vieler Salze, einzeln oder kombiniert und in mannigfach variierter Konzentration und Reaktion zu untersuchen.

Die Versuche wurden zu verschiedenen, aus der beigeschlossenen Tabelle ersichtlichen Zeiten abgebrochen, entweder einen Tag nach der Erkrankung der in Magnesiumnitrat allein kultivierten Keimlinge, oder in dem Stadium, in dem die Bohnen der Kulturen mit kombinierten Lösungen hinter denen in $Ca(NO_3)_2$-Lösungen allein oder in der Mischung von 2 Teilen Kalziumnitrat und 1 Teil Magnesiumnitrat zurückblieben.

Bezüglich der chemischen Untersuchung verweisen wir auch auf unsere erste Mitteilung[2]).

---

1) Benecke, W., Einige neuere Untersuchungen über den Einfluß von Mineralsalzen auf Organismen. Botanische Zeitung 1904, Bd. LXII, 2. Abt., pag. 113, 118.

2) Portheim, v. L. u. Samec, M., l. c., pag. 268 ff.

Die Bestimmung der Trockensubstanz erfolgte in der Weise, daß die Keimlinge zuerst durch zwei Tage auf dem Wasserbade erhitzt wurden, dann kamen sie in den Trockenschrank, wo sie bei 110° verblieben, bis in den Zehnteln des Gewichtes Konstanz eintrat.

Der Kalk wurde als Oxalat in essigsaurer Lösung, Magnesia als $MgNH_4PO_4$ und die Phosphorsäure als Ammoniummolybdänphosphat, welches bei 160° bis zur Gewichtskonstanz erhitzt wurde, bestimmt.

Die Resultate der Analysen sind in der Tabelle auf pag. 268 u. 269 zusammengestellt. Es wird der Gehalt von 100 Teilen Asche an CaO. MgO, K_2O, P_2O_5, SO_3, Cl und Fe_2O_3 angegeben und berechnet, wieviel von diesen Stoffen in 250 Keimlingen enthalten war. Außer diesen Daten enthält die Tabelle noch folgende Angaben:

Nummer der Versuchsreihe, Art der Nährlösung, Dauer des Versuches, Termin der Erkrankung der in destilliertem Wasser oder Magnesiumnitrat allein gezogenen Keimlinge, Länge der Pflanzen, Gewicht der Trockensubstanz und der Asche, Aschengehalt der Keimlinge in Prozenten der Trockensubstanz.

Auch 250 angekeimte Samen des zu unseren Versuchen verwendeten Bohnenmaterials wurden einer chemischen Untersuchung unterworfen, die diesbezüglichen Ergebnisse sind in der Tabelle bei der zweiten Versuchsreihe angeführt. Wir beschränkten uns auf diese Untersuchung, da das Material für alle Versuche stets das gleiche blieb und außerdem die Resultate der Aschenanalysen der in destilliertem Wasser gezogenen Bohnen zum Vergleich herangezogen werden konnten.

Was nun die Entwicklung der Bohnen in den verschiedenen Kulturen betrifft, so gelangten wir zu folgenden Ergebnissen:

Die in destilliertem Wasser oder in einer Lösung von Magnesiumnitrat gezogenen Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* erkrankten (Vers. I nach 5 Tagen, 15 und 11 cm lang, Vers. II nach 7 Tagen, 7 und 4,5 cm lang, Vers. III nach 6 Tagen, 11—12 cm lang, Vers. IV nach 10 Tagen 12—13 cm lang, Vers. V nach 11 Tagen 3—9 cm lang).

In den Magnesiakulturen waren die Wurzeln ganz kurz, stark gebräunt, viele faulten. Am Hypokotyl trat die Erkrankung unter der Nutation oder unterhalb der Kotyledonen auf. Die erkrankte Stelle schnürte sich meistens ein und war gebräunt oder faulend. Mitunter traten unregelmäßige braune Flecke an dem Hypokotyl und wo das Epikotyl bereits entwickelt war, auch an diesem auf. In den verdünnten Lösungen erfolgte die Erkrankung etwas später als in den konzentrierten.

Die Keimlinge der Kulturen in destilliertem Wasser wurden etwas länger als die der Mg $(NO_3)_2$-Kulturen, die Wurzeln stellten das Wachstum nicht so frühzeitig ein, und waren nicht so stark gebräunt.

Die Bohnen dieser beiden Kulturen blieben gegenüber denen in den anderen Lösungen im Wachstum stark zurück.

Die Keimpflanzen, denen bloß Kalziumnitrat zur Verfügung stand, zeigten eine normale Entwicklung, eine Erscheinung, auf die bereits Böhm[1]) und Liebenberg[2]) hingewiesen haben. Diese Keimlinge waren stets bedeutend länger, als die ohne Kalk kultivierten (Vers. I 28 cm, Vers. II 19—20 cm, Vers. III 31—32 cm, Vers. IV 30 cm, Vers. V 23 und 30—43 cm).

Wurde den Pflanzen außer salpetersaurem Kalk auch salpetersaure Magnesia zugeführt, so wurde das Wachstum hierdurch in verschiedener Weise beeinflußt, je nach dem Verhältnis, in welchem die Mischung Ca und Mg enthielt und je nach der Dauer der Kultur. War $\frac{CaO}{MgO} = \frac{56,10}{40,36} = 1,39$, so waren die Keimlinge bei kurzer Versuchsdauer (6 bis 7 Tage) kürzer, bei länger währender Kultur (11 Tage) auch kürzer oder gleich lang, wie die in Kalziumnitrat allein gezogenen Bohnen.

Betrug der Kalkfaktor 2,78, so waren die Versuchspflanzen länger als die $Ca(NO_3)_2$-Keimlinge, es war gleichgültig ob sie kürzere (7 Tage) oder längere (11 Tage) Zeit hindurch kultiviert wurden.

War das Verhältnis von CaO zu MgO = 0,69, so waren einige Keimlinge im Wachstum ganz zurückgeblieben, andere hatten sich schön entwickelt, waren aber nach 7 und 12 Tagen kürzer als die Kalkpflanzen; war $\frac{CaO}{MgO} = 1,39$, so waren die Keimlinge zunächst besser gewachsen, als die in der Kalklösung, später blieben sie aber zürück. An manchen Wurzeln waren die Spitzen weich und einige Exemplare faulten an den oberirdischen Organen.

Nur wenn der Kalkfaktor = 2,78 war, standen die Pflanzen der Kalzium-Magnesium-Mischungen am besten.

1) Böhm, Josef, Über den vegetabilischen Nährwert der Kalksalze. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien, 1875, I. Abt., LXXI, Aprilheft, Sep. pag. 10.

2) Liebenberg, Ritter, v. A., Untersuchungen über die Rolle des Kalkes bei der Keimung von Samen. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien, I. Abt., 1881, LXXXIV, III. Heft, pag. 405, 414.

Es stimmt dies mit den Resultaten von Daikuhara[1]) überein, welcher *Phaseolus*[2]) in Quarzsand kultivierte, dem alle notwendigen Nährstoffe zugesetzt wurden, bloß das Verhältnis von Kalk zu Magnesia wurde von $\frac{3}{1}$ bis $\frac{0,33}{1}$ variiert. Nur wenn $\frac{CaO}{MgO}$ $\frac{2}{1}$ betrug, so wurden die höchsten Pflanzen mit den größten Blättern erzielt.

Während den Pflanzen Daikuharas alle Nährstoffe zur Verfügung standen, wurden unsere Keimlinge nur in Kalzium- und Magnesiumnitrat kultiviert, trotzdem gelangten wir zu sehr ähnlichen Resultaten[2]); dies spricht dafür, daß bei der Erkrankung der *Phaseolus*-Keimlinge

Samen, und Kulturen in destilliertem Wasser:

Kultur	Versuchsreihe	Dauer des Versuches	Asche g	In 100 Teilen Asche waren enthalten CaO	MgO	Verhältnis von CaO : MgO	1 Teil CaO	1 Teil MgO
							entfiel auf Teile Asche	
Samen	II.	—	2,435	2,44	7,40	0,33 : 1	41,27	13,53
destill. Wasser . .	I.	6 Tage	2,208	2,98	7,64	0,39 : 1	33,45	13,07
„ „ . .	II.	8 „	2,020	2,72	8,22	0,33 : 1	36,73	12,17
Kulturen in Lösungen von $Mg(NO_3)_2$								
1/50 Normallösung	I.	6 Tage	2,585	2.34	10,93	0,21 : 1	43,08	9,17
1/50 „	II.	8 „	2,428	2.05	10,95	0,19 : 1	48,56	9,13
1/50 „	III.	7 „	2,359	2,18	11,44	0,19 : 1	46,25	8,74
1/100 „	IV.	11 „	2,507	2,78	11,52	0,24 : 1	35,81	8,67
1/100 „	V.	7 „	1,913	3,29	12,86	0,26 : 1	30,37	7,78
1/100 „	V.	12 „	2,537	3,14	12,88	0,24 : 1	31,71	7,76
Kulturen in Lösungen von $Ca(NO_3)_2$								
1/50 Normallösung	I.	6 Tage	2,905	21,01	6,59	3,19 : 1	4,76	15,21
1/50 „	II.	8 „	3,061	17,40	6,00	2,90 : 1	5,74	16,64
1/50 „	III.	7 „	3,048	17,10	5,79	2,95 : 1	5,85	17,32
1/100 „	IV.	11 „	2,990	17,08	6,81	2,50 : 1	5,89	14,66
1/100 „	V.	7 „	2,937	17,08	7,04	2,43 : 1	5,85	14,19
1/100 „	V.	12 „	2,793	17,36	6,78	2,56 : 1	5,76	14,78
Gleiche Teile von $Mg(NO_3)_2$ und $Ca(NO_3)_2$-Lösungen								
1/50 Normallösung	III.	7 Tage	2,632	7,36	11,33	0,65 : 1	13,57	8,83
1/50 „	IV.	6 „	2,786	6,75	12,37	0,54 : 1	14,82	7,85
1/50 „	IV.	11 „	2,902	13,08	14,14	0,93 : 1	7,64	7,08
Zwei Teile einer $Ca(NO_3)_2$-Lösung und ein Teil einer $Mg(NO_3)_2$-Lösung								
1/100 Normallösung	IV.	11 Tage	3,043	15,79	11,87	1,33 : 1	6,33	8,43
1/100 „	V.	7 „	2,618	15,47	11,81	1,31 : 1	6,43	8,47
Zwei Teile einer $Mg(NO_3)_2$-Lösung und ein Teil einer $Ca(NO_3)_2$-Lösung								
1/100 Normallösung	V.	7 Tage	2,721	8,60	15,56	0,55 : 1	11,63	6,43
1/100 „	V.	12 „	2,910	11,70	17,26	0,68 : 1	8,53	5,80

1) Daikuhara, G., On the Influence of different Ratios between Lime and Magnesia upon the Development of Phaseolus. The Bulletin of the College of Agriculture. Tokyo Imperial University, Vol. V, 1902/03, pag. 501.

2) Leider ist aus der Abhandlung nicht zu ersehen, welche *Phaseolus*-Spezies Daikuhara untersuchte.

in destilliertem Wasser, in Lösungen von $Mg(NO_3)_2$ und in kalkfreien Nährlösungen das Verhältnis von Ca:Mg wenn auch nicht die einzige, so doch eine der Ursachen ist.

Im nachfolgenden sollen nun die bei der Untersuchung der Asche der diversen Versuchspflanzen erzielten Resultate besprochen werden.

Bei Durchsicht der Zusammenfassung auf Seite 264 fällt es auf, daß bei Versuchen mit Magnesiumnitrat allein, welche nur kurze Zeit währten, größere Mengen von Kalk im Verhältnis zu Magnesia nachzuweisen waren als bei länger dauernden Kulturen. Da den Keimlingen Kalk nicht zur Verfügung stand, geht daraus die stetige Aufnahme von Mg während der Kultur hervor; dieselbe scheint im Anfange intensiver zu sein als später. Bei stärkerer Konzentration der Magnesiumlösung ($^1/_{50}$ Normallösung) stieg der Magnesiumgehalt zirka auf das Fünffache, bei geringer Konzentration ($^1/_{100}$ Normallösung) bloß auf das Vierfache der in den Samen vorhandenen Kalziummenge.

Die Aufnahme des Ca aus den $Ca(NO_3)_2$-Lösungen wurde auch durch die Konzentration der Lösung beeinflußt. Bei den Kulturen in $^1/_{50}$ Normallösung war zirka dreimal soviel Ca als Mg, bei den Kulturen in $^1/_{100}$ Normallösung ca. 2,5 mal soviel Ca als Mg festzustellen. Die Keimlinge dieser Versuche blieben gesund.

Wurde der Kalziumnitratlösung, in der die Keimlinge gezogen wurden, auch Magnesiumnitrat zugesetzt, so hatte dies stets eine Herabminderung der Kalziumaufnahme zur Folge und zwar umso stärker, je mehr $Mg(NO_3)_2$ zugeführt wurde. Während des Versuches nahm die Kalkmenge zu, erreichte aber niemals die bei Ernährung mit salpetersaurem Kalk allein gefundenen Quantitäten. Fiel das Verhältnis von $\frac{CaO}{MgO}$ unter 1, so entwickelten sich die Keimlinge schlecht oder es waren an ihnen Krankheitserscheinungen zu beobachten.[1]

Eine Bestätigung des eben Mitgeteilten ergibt auch eine Vergleichung der Zahlen, welche angeben, auf wieviel Teile der Asche ein Teil Kalziumoxyd oder Magnesiumoxyd entfällt. In den im destillierten Wasser gezogenen Keimlingen und in den Samen war zirka dreimal mehr MgO als CaO nachweisbar. Wurden solche Samen ohne Kalk-

---

1) Die Veränderung des Verhältnisses von CaO : MgO in Pflanzen, welche in Substraten gezogen wurden, deren Kalkgehalt variiert wurde, untersuchten Loew, O. u. Aso, K. (The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VI, Nr. 4, pag. 335) u. Takeuchi, T. (The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VII, 1906/08, pag. 579.

zufuhr oder in destilliertem Wasser kultiviert, so erkranken die Keimlinge.

Nach Liebenberg[1]) ist Kalk zur normalen Keimung von *Brassica napus oleifera, Sinapis alba, Papaver somniferum* und *Carum carvi* nicht notwendig. Vergleicht man nun in der folgenden, den Wolffschen[2]) Tabellen entnommenen Zusammenstellung die in 100 Teilen Asche enthaltenen Kalk- und Magnesiamengen, so findet man, daß die Samen resp. Früchte mehr Kalzium als Magnesium enthalten. Hingegen ist das Verhältnis dieser beiden Stoffe ein umgekehrtes bei denjenigen Pflanzen, deren Keimlinge nach den Befunden Liebenbergs Kalk bedürfen, wenn die Reservestoffe verbraucht werden und die Pflanzen nicht erkranken sollen. Unter den letzteren befindet sich auch *Phaseolus vulgaris*, unsere Versuchspflanze.

Mittlere prozentische Zusammensetzung der Asche der Samen und Früchte der von Liebenberg auf ihr Kalkbedürfnis bei der Keimung geprüften Pflanzen, nach Wolff[3]):

Keimlinge, welche bei Kalkmangel nicht erkranken:

	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	Verhältnis CaO : MgO
	In 100 Teilen Asche				
Brassica napus oleifera (Kohlreps)	14,18	11,80	24,50	42,33	1,20 : 1
Carum carvi (Kümmel) . .	18,04	8,27	26,31	24,29	2,18 : 1
Papaver somniferum (Mohn)	35,36	9,49	13,62	31,36	3,73 : 1
Sinapis alba (weißer Senf) [4])	20,19	8,58	17,90	41,19	2,35 : 1

Keimlinge, welche bei Kalkmangel erkranken:

	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	Verhältnis von CaO : MgO
	In 100 Teilen Asche				
Cannabis sativa (Hanf) . .	23,64	5,70	20,28	36,46	4,15 : 1
Linum usitatissimum (Lein) .	8,10	14,29	30,63	41,50	0,57 : 1
Phaseolus vulgaris (Gartenbohne).	6,38	7,62	44,01	35,52	0,84 : 1
Pisum sativum (Erbse) . .	4,81	7,99	43,10	35,90	0,60 : 1
Polygonum fagopyrum (Buchweizen)	4,42	12,42	23,07	48,67	0,36 : 1
Soja hispida (Sojabohne) . .	5,32	8,92	44,56	36,89	0,60 : 1
Vicia sativa (Futterwicke) .	8,03	8,95	30,14	37,35	0,90 : 1
Zea Mays (Mais)	2,17	15,52	29,78	45,61	0,14 : 1

Von diesen bei Kalkmangel zugrunde gehenden Pflanzen enthält nur *Cannabis sativa* mehr Kalk als Magnesia in den Samen. Es soll die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, bei dieser Pflanze die Ur-

---

1) Liebenberg, R. v. A., l. c., pag. 434.

2) Wolff, Emil, Aschenanalysen von landwirtschaftlichen Produkten, Fabrikabfällen und wildwachsenden Pflanzen. I. u. II. Teil, 1871 u. 1880. Berlin.

3) Wolff, E., Aschenanalysen, II. Teil 1880, pag. 123.

4) Wolff, E., Aschenanalysen, I. Teil, 1871, pag. 106.

sache der Erkrankung bei Kultur in kalkfreien Medien festzustellen. Es sei darauf hingewiesen, daß der eine[1]) von uns zeigen konnte, daß Keimlinge von *Carum Carvi,* welche nach Liebenberg, in kalkfreier Nährlösung gezogen, gesund bleiben, unter Umständen in Nährlösungen, denen der Kalk fehlt, erkranken können.

Ebenso wie die in destilliertem Wasser gezogenen Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* erkrankten auch stets alle bloß mit Magnesiumnitrat ernährten Bohnen. Es wurde bereits früher erwähnt, daß die letzteren, was die Wurzeln und die oberirdischen Organe betrifft, die Länge der ersteren nicht erreichten.

Die absoluten von den *Phaseolus*-Keimlingen aus den einzelnen Kulturflüssigkeiten aufgenommenen Stoffe berechneten wir aus den für 250 Keimlinge nachgewiesenen CaO und MgO-Mengen (siehe Tabelle pag. 268 u. 269).

Zur Berechnung des Durchschnittswertes des ursprünglichen Kalk- und Magnesiagehaltes von 250 Samen wurden die für Samen (Vers. II), für Keimlinge in destilliertem Wasser (Vers. I, II) und für Keimlinge in Lösungen von salpetersaurem Magnesium resp. von salpetersaurem Kalzium (Vers. I, II, III, IV und V) ermittelten Werte herangezogen.

Die Zahlen in der folgenden Zusammenstellung zeigen an, um wie viel mehr Kalk und Magnesia in den Keimlingen, welche in $Ca(NO_3)_2$- oder $Mg(NO_3)_2$-Lösungen, oder in Gemischen dieser beiden Nährstoffe gezogen worden waren, enthalten war als ursprünglich in den Samen.

Magnesium.

Kultur	Versuchsreihe	Dauer des Versuches	250 Keimlinge enthielten MgO	Ursprünglicher Gehalt der Samen an MgO: Durchschnittswert	Verhältnis des zu Ende des Versuches vorhandenen MgO zu dem ursprünglichen MgO-Gehalt
$^1/_{50}$ Normallösung $Mg(NO_3)_2$	I	6 Tage	0,282	0,185	1,5
$^1/_{50}$,, ,,	III	7 ,,	0,270	0,185	1,5
$^1/_{50}$,, ,,	II	8 ,,	0,266	0,185	1,4
$^1/_{100}$,, ,,	V	7 ,,	0,246	0,185	1,3
$^1/_{100}$,, ,,	IV	11 ,,	0,289	0,185	1,6
$^1/_{100}$,, ,,	V	12 ,,	0,327	0,185	1,8
Gleiche Teile $^1/_{50}$ Normallös. $Mg(NO_3)_2$ u. $^1/_{50}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	IV	6 ,,	0,345	0,185	1,9
desgl.	III	7 ,,	0,298	0,185	1,6
desgl.	IV	11 ,,	0,410	0,185	2,2
2 Teile $^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$ und 1 Teil $^1/_{100}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$	V	7 ,,	0,309	0,185	1,7
desgl.	IV	11 ,,	0,361	0,185	2,0
2 Teile $^1/_{100}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ und 1 Teil $^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	V	7 ,,	0,423	0,185	2,3
desgl.	V	12 ,,	0,502	0,185	2,7

1) Portheim, R. v. L., Über die Notwendigkeit des Kalkes für Keimlinge, insbesondere bei höherer Temperatur. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Wien 1901, CX, I. Abt., April, Sep. pag. 21.

Versuchsreihe	Kulturflüssigkeit	Dauer des Versuches	Erkrankung nach Tagen	Länge der Keimlinge cm	Gewicht der Trockensubstanz von 250 Keimlingen g	Gewicht der Asche von 250 Keimlingen g
I.	Destilliertes Wasser	6	5	15	34,79	2,208
I.	$^1/_{50}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ . . .	6	5	11	43,57	2,585
I.	$^1/_{50}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	6	—	28	36,91	2,905
II.	Samen	—	—	—	62,90	2,435
II.	Destilliertes Wasser	8	7	7	39,03	2,020
II.	$^1/_{50}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ . . .	8	7	4,5	51,16	2,428
II.	$^1/_{50}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	8	—	19—20	38,46	3,061
III.	$^1/_{50}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ . . .	7	6	11—12	44,2	2,359
III.	1 Teil $^1/_{50}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ + 1 Teil $^1/_{50}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	7	—	30	40,3	2,632
III.	$^1/_{50}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	7	—	31—32	39,13	3,048
IV.	1 Teil $^1/_{50}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ + 1 Teil $^1/_{50}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	6	—	14	51,6	2,786
IV.	1 Teil $^1/_{50}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ + 1 Teil $^1/_{50}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	11	—	30	44,6	2,902
IV.	$^1/_{100}$ Normall. $Mg(N_3)O_2$ . . .	11	10	12—13	50,7	2,507
IV.	2 Teile $^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$ + 1 Teil $^1/_{100}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$	11	—	33	46,5	3,043
IV.	$^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$ . . .	11	—	30	45,7	2,990
V.	$^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$ . . .	7	—	23	48,9	2,937
V.	$^1/_{100}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ . . .	7	—	5—9	56,8	1,913
V.	$^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$ . . .	12	—	30-38-43	38,0	2,793
V.	$^1/_{100}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ . . .	12	11	3—4—9	54,7	2,537
V.	2 Teile $^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$ + 1 Teil $^1/_{100}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$	7	—	24	47,7	2,618
V.	2 Teile $^1/_{100}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ + 1 Teil $^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	7	—	22	48,0	2,721
V.	2 Teile $^1/_{100}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ + 1 Teil $^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	12	—	31—37	43,3	2,910

Asche in Prozenten der Trockensubstanz	In 100 Teilen Asche waren enthalten Teile:							Die Asche von 250 Keimlingen enthält g				Anmerkungen
	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	SO_3	Cl	Fe_2O_3	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	
6,35	2,98	7,64	48,93	29,97	10,21	0,36	0,25	0,066	0,169	1,080	0,662	
5,94	2,34	10,93	49,16	27,93	8,98	0,48	0,17	0,060	0,282	1,271	0,722	
7,87	21,01	6,59	38,96	23,30	9,51	0,23	0,41	0,610	0,191	1,132	0,677	
3,87	2,44	7,40	50,00	33,66	6,67	0,20	0,21	0,059	0,180	1,217	0,820	
5,15	2,72	8,22	47,18	31,42	9,89	0,46	0,14	0,055	0,166	0,953	0,635	
4,75	2,05	10,95	45,99	30,94	9,36	0,77	0,04	0,050	0,266	1,117	0,751	
7,96	17,40	6,00	40,75	25,65	9,38	0,44	0,40	0,533	0,184	1,247	0,785	
5,34	2,18	11,44	47,87	28,73	9,41	0,21	0,15	0,051	0,270	1,129	0,678	
6,35	7,36	11,33	39,80	29,00	10,46	1,99	0,04	0,194	0,298	1,048	0,763	
7,54	17,10	5,79	41,20	26,76	8,15	0,91	0,13	0,521	0,176	1,256	0,816	
5,40	6,75	12,37	42,27	27,59	10,28	0,47	0,26	0,188	0,345	1,178	0,769	Der Versuch wurde an dem Tage abgebrochen, an dem die Keimlinge dieser Kultur besser entwickelt waren, als die der $Ca(NO_3)_2$-Kultur.
6,51	13,08	14,14	36,74	24,57	10,75	0,50	0,20	0,380	0,410	1,066	0,713	
4,95	2,78	11,52	42,13	30,55	10,50	2,71	0,15	0,070	0,289	1,056	0,766	
6,55	15,79	11,87	35,03	24,01	12,65	0,56	0,09	0,481	0,361	1,066	0,731	
6,54	17,00	6,81	39,21	24,64	11,31	0,68	0,45	0,508	0,204	1,172	0,737	
6,01	17,08	7,04	43,70	23,39	9,90	0,61	0,35	0,502	0,207	1,284	0,687	Bei dieser Versuchsreihe stand am 7. Tage die (2 Teile $Ca(NO_3)_2$ + 1 Teil $Mg(NO_3)_2$) - Kultur besser als die $Ca(NO_3)_2$ - Kultur, während die Keimlinge der (2 Teile $Mg(NO_3)_2$ + 1 Teil $Ca(NO_3)_2$ - Kultur zurückgeblieben waren.
3,37	3,29	12,86	42,57	30,43	8,83	0,83	0,60	0,063	0,246	0,814	0,582	
7,35	17,36	6,78	40,35	24,62	9,82	0,52	0,53	0,485	0,189	1,127	0,680	
4,68	3,14	12,88	42,85	31,36	8,73	0,19	0,59	0,080	0,327	1,087	0,796	
5,49	15,47	11,81	35,57	26,39	10,12	0,31	0,30	0,405	0,309	0,931	0,691	
5,67	8,60	15,56	37,45	28,67	8,91	0,29	0,49	0,234	0,423	1,019	0,780	
6,72	11,70	17,26	34,13	24,38	11,44	0,25	0,81	0,341	0,502	0,993	0,709	

Kalzium.

Kultur	Versuchsreihe	Dauer des Versuches	250 Keimlinge enthielten CaO	Ursprünglicher Gehalt der Samen an CaO: Durchschnittswert	Verhältnis des zu Ende des Versuches vorhandenen CaO zu dem ursprünglichen CaO-Gehalt
$^1/_{50}$ Normallösung $Ca(NO_3)_2$	I	6 Tage	0,610	0,062	9,8
$^1/_{50}$,, ,,	III	7 ,,	0,521	0,062	8,4
$^1/_{50}$,, ,,	II	8 ,,	0,533	0,062	8,6
$^1/_{100}$,, ,,	V	7 ,,	0,502	0,062	8,1
$^1/_{100}$,, ,,	IV	11 ,,	0,508	0,062	8,2
$^1/_{100}$,, ,,	V	12 ,,	0,485	0,062	7,8
Gleiche Teile $^1/_{50}$ Normallös. $Ca(NO_3)_2$ u. $^1/_{50}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$	IV	6 ,,	0,188	0,062	3,0
desgl.	III	7 ,,	0,194	0,062	3,1
desgl.	IV	11 ,,	0,380	0,062	6,1
2 Teile $^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$ und 1 Teil $^1/_{100}$ Normallös. $Mg(NO_3)_2$	V	7 ,,	0,405	0,062	6,5
desgl.	IV	11 ,,	0,481	0,062	7,8
2 Teile $^1/_{100}$ Normall. $Mg(NO_3)_2$ und 1 Teil $^1/_{100}$ Normall. $Ca(NO_3)_2$	V	7 ,,	0,234	0,062	3,8
desgl.	V	12 ,,	0,341	0,062	5,5

Wird den Keimlingen bloß $Mg(NO_3)_2$ zugeführt, so schwanken die gefundenen Werte zwischen 1,3—1,5 bei kürzerer und zwischen 1,6 und 1,8 bei längerer Versuchsdauer. Aus der verdünnten Lösung wird Mg langsamer aufgenommen als aus der konzentrierteren. Wird den Bohnen nun außer Magnesium auch Kalzium zur Verfügung gestellt, so hat dies eine, wenn auch nicht sehr starke Steigerung der Mg-Aufnahme zur Folge. Hier ist, ebenso wie bei der Ernährung mit Magnesiumnitrat allein, deutlich zu sehen, daß einer längeren Dauer des Versuches auch das Übertreten einer größeren Menge Magnesium aus der Lösung in die Pflanze entspricht. Je geringer der Kalziumgehalt der Nährlösung ist, desto mehr steigt der Magnesiumgehalt in den Keimlingen.

Die in $Ca(NO_3)_2$ allein kultivierten Keimlinge können das 7,8 bis 9,8fache des ursprünglich vorhandenen Kalkes aufnehmen; wird den Bohnen außer dem salpetersauren Kalk auch salpetersaure Magnesia geboten, so hat dies eine starke Herabminderung der Kalziumaufnahme zur Folge, und zwar um so mehr, je größer der Mg-Gehalt der Lösung ist, es steigt aber der Kalkgehalt der Pflanzen während der Kultur beträchtlich. Annähernd so hohe Werte für die Ca-Aufnahme wie bei Kultur in einer Lösung von $Ca(NO_3)_2$ erhält man bei Keimlingen, welche in einem Gemisch von 2 Teilen $Ca(NO_3)_2$ und 1 Teil $Mg(NO_3)_2$ gezogen wurden.

Die Mischung dieser beiden Nährstoffe hat also einerseits eine schwache Erhöhung der Magnesiumaufnahme zur Folge, andererseits wird die Aufnahme von Kalzium stark herabgedrückt.

Die ganz besonders starke Aufnahme von Kalzium durch Keimlinge, welche nur mit Kalziumnitrat ernährt wurden, ist vielleicht auf die kontinuierliche Entfernung des Kalziums aus dem Stoffwechsel durch organische Säuren zurückzuführen, während bei gleichzeitiger Zufuhr von Magnesium, welches in der Pflanze zum größten Teil in leicht löslichen Verbindungen vorkommt, die Aufnahme des Ca herabgedrückt wird. Hierfür sprechen die Untersuchungen Asos[1]), welcher fand, daß bei Kartoffeln, Buchweizen, Klee und Gerste der größte Teil der Kalksalze in Wasser unlöslich oder schwer löslich ist, während nur geringe Quantitäten leicht wasserlöslich sind. Der größte Teil der Magnesiumsalze löst sich hingegen leicht in Wasser, ein geringer Teil löst sich schwer und nur minimale Mengen, meist nur Spuren, sind unlöslich.

Die schwache Steigerung der Aufnahme des unentbehrlichen, aber für die Pflanzen mehr oder minder giftigen Magnesiums aus den Kalzium-Magnesium-Gemischen wird, wie wir vorgreifend erwähnen wollen, vielleicht durch die entgiftende Wirkung des Kalziums ermöglicht.

Unsere Untersuchungen bestätigen die bereits öfters beobachtete giftige Wirkung der Magnesiumsalze[2]).

---

1) Aso, K., On the different Forms of Lime in Plants. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Imp.-Univ., 1902/03, pag. 239.

2) Benecke, W., Über die Giftwirkung verschiedener Salze auf Spirogyra und ihre Entgiftung durch Kalziumsalze. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1907, Bd. XXV, H. 6, pag. 332, 333, woselbst über die diesbezügliche Literatur referiert wird.

Loew, O., Über die physiologischen Funktionen der Kalzium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus. Flora oder allgem. bot. Ztg. 1892, H. 3, pag. 368.

Osterhout, W. J. V., The antitoxic Action of Potassium on Magnesium. University of California Publications, Botany, Vol. II, 1906, Nr. 11, pag. 235.

Stiehr, G., Über das Verhalten der Wurzelhärchen gegen Lösungen. Inaugural-Dissertation, Kiel 1903, cit. nach Benecke, l. c., Bot. Ztg., 1904, pag. 113.

Kearny, T. H. u. Harter, L. L., The comparative Tolerance of various Plants for the Sels common in alkali Soils. Bulletin 113. Bureau of Plant-Industry U.S. Department of Agriculture 1907. Ref. Botanisches Centralblatt 1908, Nr. 5, pag. 99.

Aso[2]. Bernardini und Corso[3]), Daikuhara[4]), Furuta[5]), Kanomata[6]), Katayama[7]), Kumagiri[8]), Loew[9]) und Aso, Loew[10]) und Honda, Maki und Tanaka[11]), May[12]), Namikawa[13]), Sirker[14]),

---

2) Aso, K., The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo Imp.-Univ., Vol. IV, 1902, pag. 361, zit. nach Czapek, Biochemie der Pflanzen, 1905, II, pag. 850.

Ders., On the Influence of a certain Ratio between Lime and Magnesia on the Growth of the Mulberrytree. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Imp.-Univ., Vol. V, 1902/03, pag. 495.

Ders., On the Influence of different Ratios of Lime to Magnesia on the Growth of Rice. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Imp.-Univ., Vol. VI, 1904/05, pag. 97.

3) Bernardini, L. e Corso, G., Intorno all' influenca di vari rapporti fra calce e magnesia sullo sviluppo delle piante. Gazetta chimica italiana 1907, XXXVII, Fasc. VI, pag. 232.

4) Daikuhara, G., l. c.

5) Furuta, T., The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Imp.-Univ., Vol IV, pag. 371; zit. nach Czapek, Biochemie der Pflanzen 1905, II, pag. 850.

6) Kanomata, C., On the Depression of Growth by large Doses of Lime. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VII, 1906/08, pag. 599.

7) Katayama, T., On the Determination of the available Amounts of Lime and Magnesia in the Soil. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VI, 1904/05, pag. 103.

8) Kumagiri, S., On the physiological Effects of an Excess of Magnesia upon Barley. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VII, 1906/08, pag. 441.

9) Loew, O., Liming of Soils from a physiological Standpoint. The Relation of Lime ou Magnesia to Plant Growth. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Plant-Industry, Washington 1901, Bull. Nr. 1, pag. 9.

Loew, O. and Aso, K., On different Degrees of Availability of Plant Nutrients. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VI, 1904/05, pag. 335.

Dies., On physiologically balanced Solutions. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VII, 1906/08, pag. 395.

In diesen Abhandlungen finden sich auch weitere Literaturangaben.

10) Loew, O. u. Honda, S., Über den Einfluß wechselnder Mengen von Kalk und Magnesia auf die Entwicklung der Nadelbäume. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. II, Nr. 6, 1896; zit. nach Botanisches Centralblatt 1898, LXXV, pag. 57.

11) Maki, S. and Tanaka, S., Regeneration of overlimed Soil. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VII, 1906/08, pag. 61.

12) May, D. W., Experimental Study of the Relation of Lime and Magnesia to Plant Growth. U. S. Department of Agriculture. Bureau of Plant-Industry, Washington 1901, Bull. Nr. 1, pag. 37.

13) Namikawa, S., On the Lime Factor for Flax and Spinach. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VII, 1906/08, pag. 57.

14) Sirker, G. N., Topdressing with Magnesium Sulphate. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VII, 1906/08, pag. 613.

Takeuchi[1]) und Yokohama[2]) konnten die Entwicklung ihrer Versuchspflanzen günstig oder ungünstig beeinflussen, indem sie in dem Substrat, in dem alle Nährstoffe vorhanden waren, bloß das Verhältnis von Ca:Mg variierten, während wir imstande waren, die Intensität der Erkrankung der Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* in destilliertem Wasser zu steigern, indem wir Bohnen, welche Kalzium und Magnesium im Verhältnisse von 1:3 enthielten, nur Magnesiumnitrat aufnehmen ließen. Durch Zusatz von Kalziumnitrat zur Magnesiumnitratlösung ist man imstande, die Krankheitssymptome zu verändern, die Erkrankung zu verzögern und bei genügender Kalkzufuhr gänzlich zu verhindern.

Letzteres wurde erzielt, wenn die Keimlinge in einer Mischung von zwei Teilen einer $^1/_{100}$ Normallösung von $Ca(NO_3)_2$ und einem Teil einer gleichen Normallösung von $Mg(NO_3)_2$ kultiviert wurden.

Die Angaben in der Literatur über das günstigste $\frac{CaO}{MgO}$-Verhältnis schwanken zwischen 1—4, je nach der Art und dem Entwicklungszustand der Versuchspflanzen.

Bereits Böhm[3]) war es gelungen, die giftige Wirkung von kohlensaurem Magnesium auf *Phaseolus multiflorus* durch Zusatz eines gleichen Teiles von kohlensaurem Kalk zu paralysieren.

In neuester Zeit ist es Meltzer und Auer[4]) gelungen, beim Kaninchen durch ein Magnesiumsalz hervorgerufene pathologische Erscheinungen durch ein Kalziumsalz aufzuheben.

Loeb[5]) benötigte bei seinen grundlegenden Versuchen mit befruchteten Eiern des Knochenfisches (Fundulus) zur Aufhebung der schädlichen Wirkung des Na-Ions Spuren zweiwertiger und noch geringere Mengen dreiwertiger Metallionen.

---

1) Takeuchi, T., Gypsum as a Manure. The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VII, 1906/08, pag. 583.

2) Yokohama, H., Why are poor sandy Soils often easily injured by Liming? The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Vol. VII, 1906/08, pag. 615.

3) Böhm, J., l. c., Separatabdruck, pag. 10.

4) Meltzer, S. J. u. Auer, John, Die antagonistische Wirkung des Kalziums auf den Hemmungseinfluß des Magnesiums. Proceed. of the Royal Society 1908, ser. B., Vol. 80, pag. 260. Ref. Naturwissenschaftliche Rundschau, 1908, XXIII, Nr. 39, pag. 498.

5) Loeb, Jacques, Über dem Einfluß der Wertigkeit und möglicherweise der elektrischen Ladung von Jonen auf ihre antitoxische Wirkung. Vorläufige Mitteilung. Archiv für die gesamte Physiologie 1901, Bd. 88, pag. 68.

Osterhout[1]) konnte die giftige Wirkung von $MgCl_2$ auf *Spirogyra* und Gemmen von *Lunularia* durch Zusatz von KCl aufheben. Kali allein wirkte giftig. Diese Entgiftung des zweiwertigen durch das einwertige Metall kam zustande bei Mischungen von 40 ccm $^3/_8$ M. $MgCl_2$, 100 ccm $^3/_8$ M. KCl und 20 ccm H_2O, resp. 40 ccm $MgCl_2$ $^3/_{32}$ M., 100 ccm KCl $^3/_{32}$ M., und 20 ccm H_2O. Nach Loew und Aso[2]) kann die Giftigkeit der Magnesiumsalze durch Kalisalze verzögert aber nicht verhindert werden. Die Ursache dieser Verzögerung ist eine ganz andere, als bei der Verhinderung der Giftwirkung durch Kalziumsalze.

Benecke[3]) fand bei Versuchen mit Spirogyra, daß die Giftigkeit aller von ihm daraufhin untersuchten Kationen und Anionen durch Beigabe des Ions Ca aufgehoben oder doch vermindert werden kann.

Die schädliche Wirkung der Lösungen verschiedener Natronsalze und der Lösungen von Magnesiumsulfat und Magnesiumchlorid auf *Zea mays, Andropogon sorghum, Avena sativa, Beta vulgaris, Gossypium barbadense, Gossypium hirsutum, Lupinus albus* und *Triticum vulgare* wurde von Kearny und Harter[4]) beschrieben. Die toxische Wirkung dieser Salze wurde durch Zusatz von Kalziumsulfat zu den Lösungen stark vermindert.

Wir und Daikuhara[5]) konnten bei *Phaseolus* die Giftwirkung von Mg durch die beiläufig doppelte Menge von Ca paralysieren. Die schädliche Wirkung des Magnesiums äußerte sich bei unseren Versuchen zuerst und am deutlichsten an den Organen, welche direkt mit der Lösung in Berührung kamen, also an den Wurzeln. Es ist daher trotz der entgegengesetzten Meinung Bruchs[6]) möglich, daß Magnesiumsalze auf Weizen und Buchweizen giftig wirken, denn obgleich sich die oberirdischen Teile seiner Versuchspflanzen in Magnesiumlösungen normal entwickelten, so sollen die Wurzeln doch geschädigt worden sein.

---

1) Osterhout, W. J. V., The antitoxic Action of Potassium on Magnesium. University of California publications, Botany 1906, Vol. 2, Nr. 11, pag. 235.

2) Loew, O. u. Aso, K., l. c., pag. 409.

Loew, O., l. c., Flora 1892, pag. 382, Über die Aufhebung der Giftwirkung von Magnesiumnitrat bei *Spirogyra majuscula* durch Calciumnitrat.

3) Benecke, W., l. c. Berichte der deutschen bot. Ges., pag. 331.

4) Kearny, T. H. and Harter, L. L., l. c.

5) Daikuhara, G., l. c.

6) Bruch, Paul, Zur physiologischen Bedeutung des Kalziums in der Pflanze. Inaugural-Diss., Basel 1901.

Berücksichtigt man alle diese Befunde und zieht man in Betracht, daß nach Loeb[1]) alle Anionen, welche die Konzentration der freien Kalziumionen vermindern, die Wirkung der giftigen Ionen wieder ermöglichen, so ist die Schlußfolgerung berechtigt, daß die Erkrankung der Pflanzen infolge von Kalkmangel auf äußerst komplizierten Vorgängen beruht.

Werden Pflanzen in kalkfreien Lösungen kultiviert, so wird, abgesehen von der direkten Schädigung der Wurzeln und der damit verbundenen Ernährungsstörung der Kalkmangel auch in den wachstumsfähigsten Teilen der Pflanzen die verschiedensten Veränderungen des Stoffwechsels zur Folge haben und direkte Wirkungen der dargebotenen Stoffe ermöglichen.

Die giftige Wirkung der freien organischen Säuren und der leicht löslichen Verbindungen derselben kann zur Geltung kommen[2]) und die Giftigkeit des Mg-Ions kann sich infolge des Auftretens größerer Quantitäten leicht dissoziierbarer Magnesiumverbindungen äußern.

Aber auch die anderen Ionen können nun einzeln in schädlichem Sinne, oder der schädlichen Wirkung anderer Ionen entgegenwirkend funktionieren.

Zu all diesen Kombinationen kommen noch andere, vielleicht auch noch unbekannte Veränderungen, welche in der Pflanze durch den Kalkentzug hervorgerufen werden[3]).

Das Resultat dieser gleichsinnigen oder entgegengesetzten Wirkungen tritt uns dann im Krankheitsbilde entgegen.

Diese Annahme, welche im großen und ganzen mit den Überlegungen Benekes[4]) und Czapeks[5]) übereinstimmt, soll die Basis für unsere weiteren Untersuchungen bilden.

---

1) Loeb, Jacques, Ist die erregende und hemmende Wirkung der Ionen eine Funktion ihrer elektrischen Ladung? Archiv für die ges. Physiologie 1902, Bd. 91, pag. 248.

Ders., Über die antizytolytische Wirkung von Salzen mit zweiwertigen Metallen. Biochemische Zeitschrift 1907, Bd. V, 5. u. 6. H., pag. 351.

2) Loew, O., l. c. Flora 1892.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie I, 1897, pag. 427.

Schimper, A. F. W., Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora od. allgem. bot. Zeitung 1890, H. 3, pag. 207, 248.

3) Benecke, W., l. c., Berichte der deutschen bot. Ges. 1907.

Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen 1905, Bd. II, pag. 841, 850—852.

4) Benecke, W., l. c., Berichte der deutschen bot. Ges. 1907.

5) Czapek, Fr., l. c.

Vor allem wird zu untersuchen sein, in welcher Weise bei einer bestimmten Versuchspflanze in einem bestimmten Entwicklungsstadium die einzelnen Nährstoffe giftig oder entgiftend wirken. Denn es hat den Anschein, daß einerseits alle Komponenten der für die meisten assimilierenden Pflanzen notwendigen Verbindungen mit Ausnahme der Kalksalze, eine Giftwirkung und einige, wenn nicht alle eine entgegengesetzte, also entgiftende Wirkung hervorrufen können, ohne daß eine vollständige Aufhebung der Giftigkeit erreicht wird, während andererseits das Kalzium meist nur schwach giftige[1]), hingegen aber so stark entgiftende Eigenschaften zu besitzen scheint, daß die Toxizität jedes einzelnen oder der Summe der anderen Stoffe durch dasselbe paralysiert werden kann.

Es muß dann auch die Frage geprüft werden, ob nicht bei den Algen, welche nach Molisch[2]) des Kalkes zu ihrer Entwicklung entbehren können, anderen Nährstoffen diese entgiftende Wirkung zukommt.

Biologische Versuchsanstalt in Wien, Oktober 1908.

---

1) Während der Drucklegung dieser Abhandlung ist eine neue Arbeit von Osterhout, W. J. V., „Die Schutzwirkung des Natriums für Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, Bd. XLVI, H. 2, pag. 121), erschienen. Wir werden auf dieselbe bei einer anderen Gelegenheit zurückkommen.

2) Molisch, H., Die Ernährung der Algen. (Süßwasseralgen, I. Abhandlung.) Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Math.-nat. Kl. 1895, Bd. CIV, I. Abt.

Ders., Die Ernährung der Algen. (Süßwasseralgen, II. Abhandlung.) Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Math.-nat. Kl., 1896, Bd. CV, I. Abt.

Über den Stärkegehalt der Beutelspitze von Acrobolbus unguiculatus.

von **G. Haberlandt.**

(Mit einer Figur im Text.)

Bei den sogenannten „geokalyceen" Jungermanniaceen, die von Goebel[1]) treffender als „marsupifere" Jungermanniaceen bezeichnet wurden, bildet sich die archegonientragende Sproßspitze in einen Beutel um, der meist positiv geotropisch in die Erde wächst und auf seinem Grund die Archegonien, resp. das Sporogonium trägt. Mit der morphologischen Umwandlung der Sproßspitze in das röhrenförmige „Marsupium" ist auch eine geotropische Umstimmung verbunden; rechtwinkelig zur Längsachse der kriechenden Stämmchen dringen die Beutel wie Keimwurzeln in den Boden ein.

Die australische Geokalycee Acrobolbus unguiculatus zeichnet sich, wie Goebel vor einiger Zeit beschrieben hat[2]), nicht nur durch sehr große, bis zu $2\frac{1}{2}$ cm lange Beutel aus, sondern auch dadurch, daß die Beutel, solange sie wachsen, an ihrer Spitze ein besonderes Bohrorgan aufweisen, das eine überraschende Ähnlichkeit mit einer Wurzelhaube besitzt. An der Spitze des Beutels tritt eine meristematische Region auf, die von einer Kappe sich nicht mehr teilender, resistenterer Zellen bedeckt wird. Die Ähnlichkeit mit einer Wurzelhaube ist um so größer, als einzelne Zellen der äußersten Schicht sich ablösen. Die meristematische Zone liefert einerseits das Zellenmaterial für das Wachstum des Beutels, andererseits ergänzt sie zweifelsohne die an ihrer Oberfläche Zellen einbüßende „Haube".

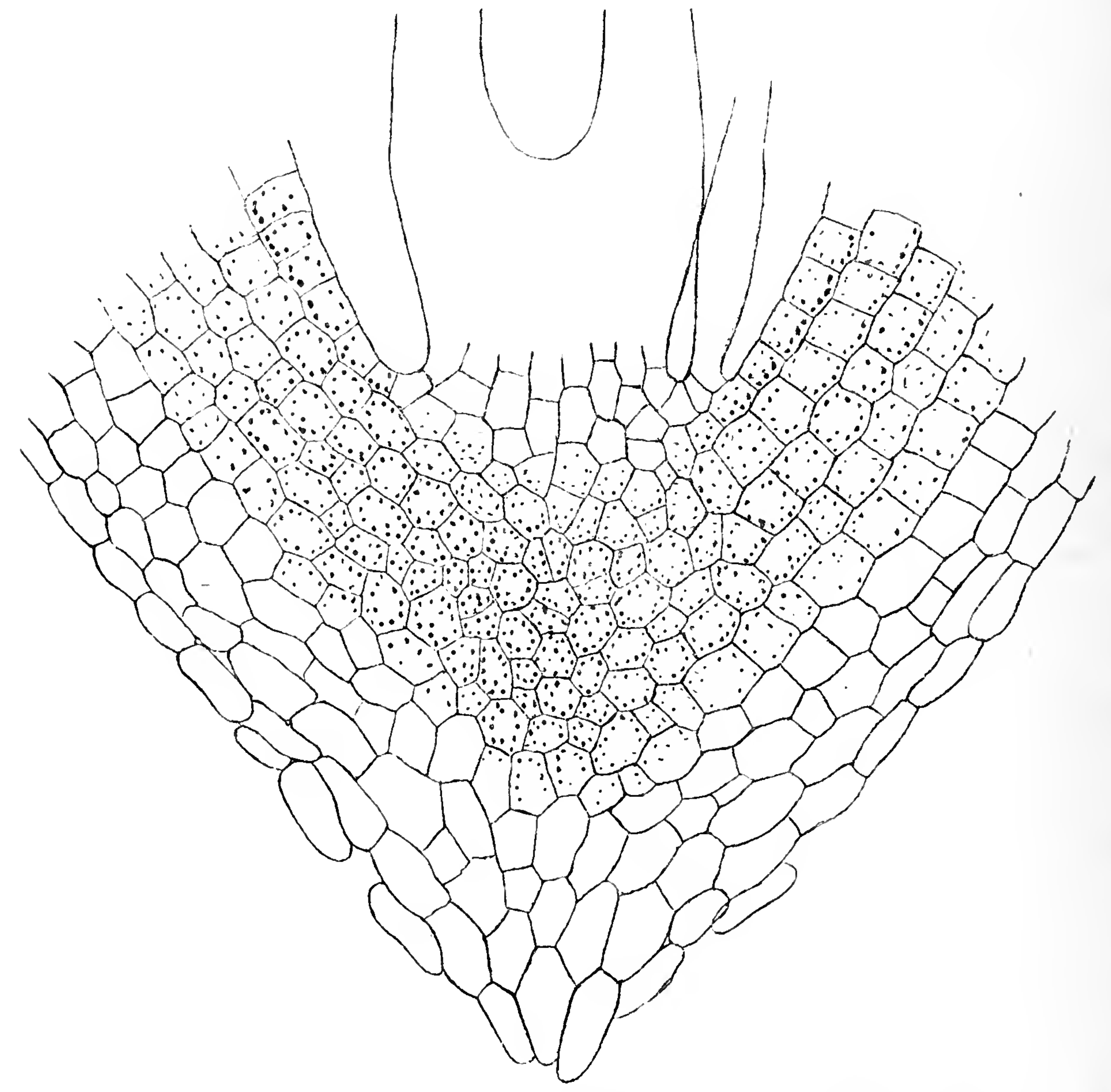
Die in den Lebensverhältnissen begründete Ähnlichkeit der Beutel mit Wurzeln legt nun die Frage nahe, ob sich diese Ähnlichkeit auch auf den geotropischen Perzeptionsvorgang erstreckt, und ob sich in der haubenähnlichen Beutelspitze wie in der „Columella" der Wurzelhaube Statozysten, resp. Statolithenstärkekörner befinden. Goebel teilt über das Vorkommen von Stärkekörnern in den wachsenden Beuteln nichts mit. Er gibt bloß an, daß in den Beuteln der neuseeländischen Jungermanniaceen und auch bei Acrobolbus in reichlicher Menge ein im Zellsaft gelöstes Kohlehydrat vor-

1) Vgl. K. Goebel, Archegoniatenstudien, X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. Flora 1906, Bd. 96.

2) l. c. pag. 155 ff.

kommt, das bei Untersuchung von Alkoholmaterial in Form von Sphäriten erscheint, die Inulinsphäriten gleichen und wie diese in warmem Wasser löslich sind (l. c. pag. 151).

Herr Prof. Goebel war so freundlich, mir auf meine Bitte hin den Rest seines Acrobolbusmaterials zur Untersuchung zu überlassen. Es befanden sich darunter noch einige unausgewachsene Beutel, die auf Längsschnitten sehr schön den von Goebel beschriebenen haubenähnlichen Bau ihrer Spitze erkennen ließen. Das unter den Archegonien befindliche „Urmeristem" besteht aus zahlreichen, kleinen unregelmäßig angeordneten Zellen von isodiametrischer Gestalt und geht seitlich in das Gewebe der Beutelwand über, die auf dem medianen Längsschnitt 9—10 Zellreihen dick ist. Am Scheitel wird es von den ausgewachsenen Zellen der „Haube" bedeckt. Ob dieses Urmeristem Scheitelzellwachstum mit einer oder mehreren Scheitelzellen zeigt, konnte nicht festgestellt werden.



Längsschnitt durch die Beutelspitze von Acrobolbus unguiculatus.

Nach Behandlung mit wäßriger Jodjodkaliumlösung sieht man, daß das Meristem der Beutelspitze zahlreiche kleine, runde

Stärkekörner enthält (vgl. die Fig.); ebenso enthalten auch die angrenzenden inneren Zellschichten der Beutelwand, wenn auch weniger, Stärke. Die innerste Schicht, die Epidermis, zeichnet sich durch den Besitz etwas größerer Stärkekörner aus, die vorwiegend den Innenwänden angelagert sind. In der Beutelwand erstreckt sich der Stärkegehalt nur bis zu einer geringen Entfernung von der Spitze. Die äußeren Schichten der Beutelwand sind so wie die ausgewachsenen Zellen der Haube stärkefrei. Die Bauchwand des befruchteten Archegons resp. die heranwachsende Kalyptra ist wieder ziemlich stärkereich.

Es ist jedenfalls sehr bemerkenswert, daß die Beutelspitze von Acrobolbus in jener Region, die topographisch der Statolithenstärke enthaltenden „Columella“ der Wurzelhaube entspricht, gleichfalls zahlreiche Stärkekörner aufweist, die allerdings in den untersuchten Präparaten nicht einseitig gelagert, sondern unregelmäßig an den Wänden zerstreut waren. Vielleicht ist diese unregelmäßige Lagerung auf den Umstand zurückzuführen daß die Beutel nach dem Einsammeln nicht sofort fixiert wurden, sondern vorerst noch verschiedene Lageveränderungen erfuhren. Allein wenn selbst die Stärkekörner im Meristem der Beutelspitze „unbeweglich“ sein sollten, so könnten sie doch, wie ich und Němec für andere Fälle schon früher betont haben, ganz gut als Statolithen fungieren. Der geotropische Perzeptionsapparat befände sich dann eben noch auf einer niedrigeren Ausbildungsstufe.

Ob das stärkeführende Meristem der Beutelspitze, und eventuell auch die angrenzenden Wandpartien des Beutels, tatsächlich das geotropische Perzeptionsorgan vorstellen, kann natürlich nur experimentell entschieden werden. Im Hinblick auf die Ähnlichkeit der äußeren Lebensbedingungen ist es jedenfalls nicht unwahrscheinlich, daß bei den Beuteln von Acrobolbus und anderer marsupiferer Jungermanniaceen in Bezug auf die Verteilung der geotropischen Sensibilität ähnliche Verhältnisse herrschen wie bei den Wurzeln. Es wäre sehr erwünscht, wenn durch Versuche mit geeigneten europäischen Arten diese Frage entschieden und zugleich festgestellt würde, ob die in der Beutelspitze auftretende Stärke umlagerungsfähig ist oder nicht.

Daß bei Acrobolbus unguiculatus die in der Beutelspitze und in den angrenzenden Wandpartien aufgespeicherte Stärke voraussichtlich auch zur Ernährung des wachsenden Sporogons dient, würde ihre eventuelle Statolithenfunktion nicht ausschließen. In ausgewachsenen Beuteln ist die Stärke vollkommen verschwunden.

Graz, Sept. 1908.

Über die Fühlhaare von Mimosa und Biophytum.

Von **G. Haberlandt.**

In seiner vor kurzem erschienenen Arbeit „Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung“[1]) hat O. Renner gegen die von mir vertretene Auffassung der Borsten auf den Gelenkpolstern von Mimosa pudica und der Haare auf den Blättern von Biophytum sensitivum als Sinnesorgane für mechanische Reize Einwendungen erhoben, die ich hier in Kürze besprechen und zurückweisen möchte.

1. Anatomisches. Nach Renner kommt bei vielen Pflanzen die Aufrichtung der dem Blatt oder dem Stengel ursprünglich angedrückten Haare dadurch zustande, daß das starre und oft tote Haar an seiner Basis durch die angrenzenden Epidermiszellen, die entsprechendes Wachstum zeigen und oft zu einem kleinen Polster werden, einen seitlichen Druck erfährt und so emporgerichtet wird. An diesem Vorgange kann auch das Rindengewebe beteiligt sein[2]). Als hierhergehörige Beispiele werden die Haare von Hepatica triloba, Potentillaarten, Fragaria vesca, Agrimonia Eupatorium u. a. genannt. Dieselbe Bedeutung soll auch den Zellpolstern an der Basis der Fühlhaare von Biophytum sensitivum zukommen. Es läge kein Grund vor, sie mit der Reizperzeption in Verbindung zu bringen.

In den von Renner beschriebenen Fällen, die ich zum Teil nachuntersucht habe, bleiben aber die Epidermispolster, welche die Aufrichtung der Haare bewirken sollen, hinsichtlich ihrer Größe weit hinter den so auffallenden Zellpolstern zurück, die ich an den Basen der Fühlhaare von Biophytum sensitivum und proliferum gefunden habe. Zur Aufrichtung angedrückter Haare genügen, wie auch die Abbildungen Renners lehren, schon wenig vorragende Polster, bei Hepatica triloba nach Renners Abbildung (Fig. 10b, pag. 141) eine einzige Epidermiszelle. Dabei kann der Aufrichtungswinkel des Haares weit mehr als 90° betragen. Bei Biophytum dagegen beträgt dieser Winkel bei den auf der Blattspindel stehenden Haare nur 60—80°, bei den auf den

1) Flora 1908, Bd. 99, pag. 127 ff.

2) Die Frage, ob die basalen Polsterbildungen vieler Haare tatsächlich, wie Renner will, in erster Linie oder ausschließlich zur Aufrichtung der Haare dienen, lasse ich hier unberührt. Die Möglichkeit, daß es sich um eine Aussteifung der Haarbasis handeln könnte, hat Renner nicht in Betracht gezogen, obgleich er selbst in den schräg abstehenden steifen Haaren an Stengeln und Blattstielen eine Einrichtung gegen das Aufkriechen kleinerer Tiere erblickt.

Blättchenspreiten vorkommenden noch weniger. Und doch diese auffallenden, stark emporragenden Gewebepolster auf der Konkavseite der Haarbasis mit ihren charakteristischen Zellteilungen! Zur Aufrichtung der Haare würden, wie die nicht reizbaren Haare anderer Pflanzen lehren, weit schwächer ausgebildete Polster, mit weniger Zellen, vollkommen ausreichen. Die Polster müssen demnach bei Biophytum noch eine andere Aufgabe haben.

Außer den „Fühlhaaren" kommen bei Biophytum sensitivum und proliferum am Stengel und an der Infloreszenzachse, sowie an der Blattspindel noch kleinere, ziemlich dickwandige Haare vor[1]), die gleichfalls mehr oder minder schräg aufgerichtet sind, oft ebenso stark und noch stärker als die Fühlhaare, und die dennoch an ihrer Basis keine Spur eines Gewebepolsters zeigen. Die Aufrichtung dieser Haare erfolgt also durch Wachstumsvorgänge, die nicht zur Bildung eines Polsters führen. Es ist nicht einzusehen, warum dies nicht auch bei den größeren Haaren möglich sein sollte. Auch diese Tatsache lehrt also, daß die starken Gewebepolster der Fühlhaare zum mindesten nicht ausschließlich der Aufrichtung der Haare dienen.

Übrigens halte ich es für ganz gut möglich, ja wahrscheinlich, daß die phylogenetische Ausbildung der Fühlhaare von Biophytum von Haarformen ihren Ausgang genommen hat, die an ihrer Basis auf der Konkavseite die von Renner beschriebenen Zellpolster besessen haben. Diese Polster sind ihrer Lage nach besonders starken Deformationen ausgesetzt, wenn von einem aufkriechenden Insekte der steife Haarkörper als Stimulator niedergedrückt oder zurückgebogen wird. Eine Steigerung oder Lokalisierung der Empfindlichkeit war also an diesen Stellen ganz am Platze. Hand in Hand ging damit eine Vermehrung der sensiblen Zellen des Polsters.

An den Gelenkpolstern von Mimosa pudica habe ich drei Typen von Fühlborsten beobachtet[2]): 1. die Borste besteht nur aus einem Bündel mechanischer Zellen und kann demnach nur als Stimulator wirken; 2. das mechanische Zellbündel sitzt auf einem zartwandigen, parenchymatischen Postament; 3. in dem Winkel zwischen Borste und Gelenkoberfläche befindet sich ähnlich wie bei Biophytum ein zartwandiges Gewebepolster, das an der Basis eine Gelenkfalte aufweist. Dieser Typus ist der vollkommenste. Während ich ihn bei unseren Grazer Gewächshauspflanzen mindestens ebenso häufig wie den zweiten

1) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., pag. 111, 112.
2) Sinnesorgane, II. Aufl., pag. 105, 106.

Typus beobachtet habe, ist er Renner mit einer einzigen zweifelhaften Ausnahme nie zu Gesicht gekommen. Schon in der ersten Auflage meines Buches (pag. 84) habe ich darauf hingewiesen, daß unsere Gewächshauspflanzen hinsichtlich des Vorkommens der verschiedenen Borstentypen ein ziemlich schwankendes, vielleicht abnormes Verhalten zeigen. Nur so kann ich mir den negativen Befund Renners bezüglich des dritten Borstentypus erklären.

2. Physiologisches. Biophytum sensitivum ist eine sehr heikle Pflanze, die in unseren Gewächshäusern nicht gut gedeiht. Trotzdem ist es mir wiederholt gelungen, die Reizbewegung der Fiederblättchen auszulösen, wenn ich die auf der Oberseite der Blattspindel und der Fiederblättchen befindlichen „Fühlhaare" mit einer Nadel streifend berührte und einbog. Renner hat diesen Versuch stets erfolglos ausgeführt, während ein Schlag auf die Spindel Erfolg hatte. Ein geeigneteres Versuchsobjekt als das bei uns meist träge reagierende Biophytum sensitivum ist B. proliferum, das ebenso gebaute Fühlhaare aufweist[1]) wie ersteres, und im kleinen Warmhause des Grazer botanischen Gartens vortrefflich gedeiht, ja geradezu als Unkraut auftritt. Versuche, die ich im September l. J. mit dieser Art angestellt habe, haben weit befriedigendere Ergebnisse geliefert als die mit B. sensitivum. Die abgeschnittenen Endrosetten wurden mit ihren Stielen in durchlöcherte Korkscheiben gesteckt, die einer am Grund einer größeren Glasschale befestigten Hartgummibrücke aufgekittet waren. Die Schale wurde bis über die Korkscheibe mit Wasser gefüllt. Am nächstfolgenden Tage, nachdem sich die Versuchsobjekte erholt und die Fiederblättchen schön ausgebreitet hatten, wurde das Wasser in der Glasschale langsam angewärmt, bis es eine Temperatur von ca. 30° C angenommen hatte. Nun wurden unter einer Brückeschen Lupe einzelne Fühlhaare, die in der Nähe eines Blättchengelenkes oder auf einem solchen standen, mit einer feinen Nadelspitze vorsichtig niedergedrückt oder zurückgebogen. In den meisten Fällen genügte die Verbiegung eines Haares, um die Reizbewegung des Blättchens auszulösen, wobei allerdings nur eine Senkung des Blättchens um ca. 20—40° eintrat. Wiederholt stellte sich die Bewegung auch dann ein, wenn das Haar in niedergedrückter oder zurückgebogener Stellung erhalten wurde. Ein rasches Zurückschnellen des Haares wurde überhaupt vermieden. Die Funktion der Haare als Sinnesorgane ist demnach wohl nicht zu bezweifeln.

1) Vgl. Sinnesorgane, II. Aufl., pag. 116 ff.

Daß bei Mimosa pudica die Verbiegung der Borsten auf der sensiblen Unterseite der primären Gelenkpolster die Reizbewegung auslöst, hat auch Renner beobachtet, allerdings nur bei Pflanzen, die sich auch sonst als sehr empfindlich erwiesen. Demgegenüber muß ich nochmals betonen, daß auch bei wenig empfindlichen, ja selbst kränklichen Pflanzen der Versuch sehr gut gelingt. Auch heuer habe ich am 17. Sept. bei einer Temperatur von 22 ° C an Freilandpflanzen die Reizbewegung auf die in Rede stehende Art prompt auslösen können. An Gewächshausexemplaren gelang zur selben Zeit der Versuch auch noch mit älteren Blättern, deren Fiederblättchen an den Spitzen bereits vergilbt waren.

Die Einwände, die Renner gegen meine Auffassung der in Rede stehenden Haarbildungen als Fühlhaare und Fühlborsten vorbringt, sind demnach sowohl in anatomischer wie in physiologischer Hinsicht unberechtigt. Ich habe keine Veranlassung, an meinen früheren Darlegungen hierüber etwas zu ändern.

Die Absorptionsfähigkeit der Lemnaceen-Wurzeln.

Von **Dr. W. Bierberg,**

Pflanzenphysiologische Versuchsstation Geisenheim.

Über den Wert der Wurzeln für die Lemnaceen war man schon früh der Meinung, daß sie irgend eine Bedeutung für die Ernährung der Pflanze nicht hätten. Diese Ansicht stützt sich im wesentlichen auf zwei Punkte, und zwar auf das häufige Abwerfen der Wurzeln bei z. B. Lemna gibba und L. polyrrhiza[1]) und auf den Gasparrinischen[2]) Versuch. Gasparrini hatte gefunden, daß alle die Pflänzchen, die nur noch mit den Wurzeln in das Wasser tauchten, in kurzer Zeit vertrockneten. Hieraus schloß er, daß also eine Aufnahme des Wassers und der Nährsalze durch die Wurzel nicht stattfinden könne, und daß also die ganze Nahrungsaufnahme durch die Unterseite der Blätter bewerkstelligt würde.

Die wichtigste Funktion der Lemnaceen-Wurzel bliebe somit eine rein mechanische und dieser Ansicht gibt auch Hegelmaier in seiner „Monographie der Lemnaceen“ Ausdruck. Für eine derartige Auffassung sprechen auch mehrere Gesichtspunkte, auf die schon Goebel[3]) besonders aufmerksam macht. Es zeigt sich nämlich, daß eine abgeschnittene Wurzel im Wasser untersinkt, d. h. also, sie ist spezifisch schwerer als Wasser und eignet sich deswegen in hervorragender Weise als Balancierungsorgan.

Der Versuch Gasparrinis konnte nun zu Bedenken Anlaß geben, weil versäumt war, die Blattunterseite vor zu starker Austrocknung zu schützen, denn es konnte ja denkbar sein, daß die Wasseraufnahme durch die Wurzel nur sehr gering ist und daß daher die Verdunstung an Größe die der Wasseraufnahme übersteigt. Diese Bedenken griff Snell[4]) auf. Er überzog zur Verhinderung der Verdunstung die Unterseite mit leicht schmelzendem Paraffin und hängte die Pflänzchen an zwei ebenfalls mit Paraffin überzogenen Drähten so auf, daß nur die Wurzeln in das Wasser tauchten. Zur Verhinderung des kapillaren Aufsteigens des Wassers breitete er eine dünne Schicht Kakaobutter über die Wasseroberfläche so aus, daß auch „die Wurzeln zu einem

---

1) Osserv. morfol. sopra tal. org. della Lanna minor. Neapel 1856.

2) Hoffmann, Ann. d. sc. nat., 2. Sér., T. XIV.

3) Pflanzenbiologische Schilderungen 1891.

4) Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen. Flora 1908, Bd. 98.

kleinen Teil von dieser Schicht leicht umschlossen waren". Auf diese Schicht legte er auch ihrer Wurzeln beraubte Pflänzchen, die ebenfalls auf der Unterseite paraffiniert waren. Das Resultat war in beiden Fällen das gleiche, alle Pflänzchen vertrockneten sehr schnell.

Diese Versuche zeigen uns meiner Meinung nach, daß der Nährstofftransport durch die Wurzel ein sehr geringer ist, wir können aber noch nicht behaupten, daß er überhaupt nicht stattfände. Wir müssen hierbei bedenken, daß die Pflänzchen, die auf dem Drahte ruhen und unter welchen die Wasserschicht durch Paraffin, Öl oder dergleichen Stoffe bedeckt ist, unter ganz anderen Verhältnissen sich befinden, als wenn sie direkt auf dem Wasser liegen. Unmittelbar über dem Wasser haben wir eine dampfgesättigte Atmosphäre, das ist aber nicht mehr der Fall, wenn zwischen Pflanze und Wasser sich eine abschließende Schicht befindet. Stellt man dagegen bei genau gleicher Versuchsanordnung den feuchten Raum künstlich her durch Bedecken mit einer mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleideten Glocke, so bleiben sämtliche Pflänzchen selbst tagelang noch vollständig frisch. Hierdurch haben wir also eine Versuchsanordnung, die uns gestattet, die Pflanzen lange Zeit frisch zu halten, obwohl sie nur mit der Wurzel in Wasser tauchen. Um nun jedes kapillare Aufsteigen zu vermeiden, wurden die Wurzeln, die durch die Ölschicht in das Wasser tauchten, dicht unter dem Blatte noch mit einer Paraffinschicht umgeben. Mit einer Glaskapillare wurden nun einige Kubikzentimeter einer 1%igen Lithiumkarbonatlösung unter die Ölschicht gespritzt. Nach einer Stunde zerschnitt ich in der Ölschicht dicht unter dem Blatte die Wurzeln und untersuchte die Blätter spektroskopisch auf Lithium. In sämtlichen Fällen traten die charakteristischen Lithiumlinien im Spektrum auf. Es ist ausgeschlossen, daß diese Substanz auf anderem Wege als durch die Wurzel in die Blätter gekommen ist, denn wurzellose, direkt auf der Ölschicht liegende Blätter zeigten die Lithiumreaktionen nicht. Zu Kontrollversuchen dienten Lemnaceen, die durch Kultur in direktem Sonnenlicht salpeterfrei geworden waren. Sie wurden in genau derselben Weise, wie bei dem Lithiumnachweise, gezogen, und zwar auf 2%iger Kalisalpeterlösung. Der Nachweis des Salpeters in den Blättern wurde mit Diphenylaminschwefelsäure geliefert. Auch in diesem Falle war nur das Resultat bei den wurzellosen Blättern, die auch hier wieder direkt auf der Ölschicht lagen, ein negatives.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß gewiß der Hauptzweck der Wurzeln der Lemnaceen ein mechanischer ist. Sie hat wohl in erster Linie, wie gesagt, als Balancierungsorgan zu wirken. Die Nahrungs-

aufnahme findet vornehmlich durch die Blattunterseite statt und dies kann sogar die einzige Aufnahmestelle sein, wenn die Pflänzchen z. B. durch Verschleimungsprozesse ihre Wurzeln verloren haben. Sind aber gesunde Wurzeln vorhanden, so können wir immer einen aufsteigenden Saftstrom in ihnen nachweisen und sie tragen deshalb, wenn auch nur in ganz bescheidener Weise, zur Ernährung der Pflanze bei.

Über den Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln.

Erwiderung.

Von **K. Gaulhofer.**

Meine in den Sitzungsberichten der Wiener Akademie erschienenen Untersuchungen über den Geotropismus der Aroideenluftwurzeln[1]) veranlaßten K. Linsbauer zu einer Entgegnung, die er unter dem obigen Titel in der Flora (Bd. 99, 1908) veröffentlichte. Er versucht die Differenzen in unseren Ergebnissen[2]) teils zu bestreiten, teils durch Mißverständnisse meinerseits zu erklären, so daß mir noch einige klarstellende Bemerkungen notwendig scheinen.

Ich habe Linsbauer allerdings Unrecht getan, als ich ihm vorwarf, er habe eine zu geringe Zahl von Wurzeln geprüft; er hat laut seiner Entgegnung „die überwiegende Mehrzahl des in den Schönbrunner Gewächshäusern zugänglichen Wurzelmaterials“ untersucht. Meine irrtümliche Ansicht gründete sich, wie Linsbauer richtig vermutete, hauptsächlich auf seine Tabelle des mikroskopisch geprüften Materials[3]). An der Hauptsache wird dadurch aber nichts geändert, daß nämlich seine Darlegung der anatomischen Verhältnisse allzu summarisch und daher ungenau ist. So gibt der Verfasser z. B. an, daß sich in allen Wurzeln, wie ihr Verhalten zur Schwerkraft auch sei, eine „wohl ausgebildete, d. h. von der Umgebung deutlich differenzierte Kolumella mit Statolithenstärke finde.“ Neuerlich „konstatiert er mit Befriedigung, daß auch Gaulhofer stets eine stärkeführende Kolumella in den Luftwurzeln der Aroideen ohne Rücksicht auf ihr geotropisches Verhalten beobachtete“. Das ist insofern richtig, als ich tatsächlich nie eine Kolumella ohne jedwede Stärke vorfand. Linsbauer versäumte aber, zu erwähnen, daß

1) Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXVI, Nov. 1907.

2) Vgl. Linsbauers Arbeit in der Flora 1907, Bd. 97.

3) Flora 1907, Bd. 97, pag. 290.

ich mehrere Wurzeln beschreibe, in denen jede Statolithenstärke fehlt; so bei Monstera deliciosa, pag. 1677, Anthurium leuconeurum, pag. 1680, Anthurium grandifolium, pag. 1683 (Fig. 3, 7, 12). Diese Erscheinung wurde von mir wohl mit Recht als Reduktion des Statolithenapparates aufgefaßt. Die von mir ebenfalls als Reduktion gedeutete Verringerung der Statozystenzahl in den ageotropen Wurzeln will Linsbauer ebenfalls aufgefunden und sogar ausdrücklich erwähnt haben und führt in der Entgegnung zum Beweise folgende Stelle in seiner Arbeit an: „Die Kolumella ist allerdings in diesem Falle auf eine kleinere Zahl von Zellen beschränkt, als in den Nährwurzeln; bisweilen findet man an medianen Längsschnitten nur eine Gruppe von 5—6 Zellen mit deutlicher Statolithenstärke vor." Ganz richtig. Nur hätte Linsbauer weiter zitieren sollen. Der nächste Satz auf pag. 291 lautet nämlich: „Diese Tatsache findet jedoch ihre einfache Erklärung in den an und für sich bedeutend geringeren Dimensionen der Haft- im Vergleiche zu den Nährwurzeln". Damit bestreitet Linsbauer also ausdrücklich eine relative Verringerung der Statozystenzahl, die ich im Gegensatze zu ihm feststellen konnte. Wenn ferner der Verfasser meine diesbezüglichen anatomischen Untersuchungen und die Umlagerungsversuche dadurch entwerten will, daß er behauptet, ich habe keine vergleichbaren Angaben über die relativen Wachstumsintentitäten gemacht, so muß ich ersuchen, meine Arbeit zu vergleichen. Dort steht auf pag. 1672, daß ich mit jedem Experimente und jeder mikroskopischen Untersuchung Wachstumsmessungen verband, und „dann natürlich nur mit normal wachsenden Wurzeln" arbeitete. Wo es notwendig schien, gab ich sogar Zahlen an, die zu einem Vergleich völlig ausreichen[1]).

Auch die experimentellen Teile unserer Arbeiten weisen Unterschiede auf. Linsbauer bestreitet auf pag. 174 der Entgegnung je behauptet zu haben, daß es völlig ageotropische Nährwurzeln gibt. In der Zusammenfassung der Resultate (pag. 297f. A.) steht aber unter 7 . . . „Manche Nährwurzeln sind auch unter günstigen äußeren Faktoren gänzlich oder doch periodisch ageotrop". Das „gänzlich" hätte vielleicht doch ein Fragezeichen verdient. da es ja, wie ich schon erwähnte, nur auf drei verhältnismäßig zu kurzen Beobachtungen fußt. Etwas anderes ist es, wenn ich aus der positiv geotropischen Krümmung auch nur zweier Haftwurzeln folgerte, daß Haftwurzeln überhaupt geotropisch

1) Siehe z. B. pag. 1677 meiner Arbeit. Die Wachstumsintensität der ageotropen Haftwurzel *b* war sogar größer als die der zweifellos geotropischen *a*.

reagieren können. Daß ihre Krümmungsfähigkeit die Regel sei, habe ich nirgends behauptet.

Gänzlich soll ich Linsbauer mißverstanden haben, als ich ihm zumutete, er stelle sich das den Schwerereiz perzipierende Plasma als ein Netzwerk vor, „das sich in der äußeren Plasmahaut befinde“, und „in einer Eiweißlösung aufgehängt“ sei. Seine auf pag. 296 d. A. veröffentlichten Ausführungen müssen den Leser aber mit zwingender Notwendigkeit zu dieser Vorstellung bringen. Ich muß gestehen, daß ich nunmehr nicht weiß, wie und wo sich Linsbauer eigentlich das reizbare Plasmanetz gedacht hat.

Wie man sieht, beruhen die Differenzen keineswegs auf Mißverständnissen meinerseits. Ich meine, daß daran eher die allzu hohe Wertschätzung rein physiologischer Tatsachen durch Linsbauer schuld trägt, die natürlich ebenso einseitig ist, als die rein anatomische Methode. In der Frage der Statolithentheorie wird nur die gleichmäßige Berücksichtigung beider völlige Klarheit schaffen.

Graz, September 1908.

Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie.

Von **Georg Gentner.**

(Mit 6 Abbildungen im Texte.)

Goebel hat in seinen „Archegoniatenstudien“[1]) über Asymmetrie und Anisophyllie verschiedener, neuseeländischer Laubmoose Untersuchungen angestellt und die Ansicht ausgesprochen, daß diese Wuchsformen durch Ernährungsverhältnisse bedingt werden.

Die Asymmetrie und Anisophyllie tritt hier bei dorsiventralen Sprossen auf und äußert sich darin, daß durch Verschiebung der Blattinsertionen aus einer radiären Anordnung ein flachbeblättertes Stämmchen zustande kommt. Die Verschiebung erfolgt in der Richtung der Längsachse der Sprosse aber nicht gleichmäßig in der ganzen Blattinsertion, sondern auf der Rückseite der Sprosse, wo diese auch kräftiger entwickelt und ernährt werden. Dieser besser ernährten Rückseite entspricht auch der Teil des Blattes, welcher stärker wächst und die größere Blatthälfte darstellt.

Schon früher hatte Wiesner[2]) betont, daß die Anisophyllie auf verschiedene Ernährung der Seiten eines Sprosses und damit auf einseitig gesteigerte Wachstumsförderung zurückzuführen sei.

Eine Reihe von Untersuchungen und Beobachtungen, die ich aber unvollendet lassen muß, haben mich sowohl bezüglich der Asymmetrie wie der Anisophyllie zu gleichen Ergebnissen geführt. Von diesen möchte ich einige Beispiele als Beitrag zu dieser Frage bekannt geben.

Auch bei den höheren Pflanzen sehen wir eine ähnliche Verschiebung der Blattinsertion in der Richtung der Längsachse, wie es Goebel für die Moose beschrieben, häufig dann eintreten, wenn die Pflanze einen dorsiventralen Bau besitzt. Bei vielen Arten der Gattung Begonia, z. B. bei Begonia Rex kann man schon an den Blattnarben der abgefallenen Blätter sehen, daß die Blattstielinsertion auf der Rückenseite des Sprosses nach oben verschoben ist. Diesem Teil der Insertion entspricht auch, ebenso wie es Goebel bei den Laubmoosen gezeigt hat, die größere Blatthälfte. Daß die Rückenseite des Begoniasprosses besser ernährt ist, zeigt sich sowohl anatomisch in Ausbildung der größeren Gefäßbündel, wie auch in der stärkeren Wurzelbildung dieser Seite. Bei anderen, namentlich hochwüchsigen Begonienarten z. B.

1) Flora, Jahrg. 1906, H. 1.

2) J. Wiesner, Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. d. D. bot. Gesellsch., XIII. Jahrg., 1895.

Begonia hybrida, B. argentea, B. foliosa u. a. ist dagegen die Oberseite die besser ernährte und anatomisch besser entwickelte und die größere Blatthälfte fällt auf diese Seite. Das gleiche sehen wir bei Elatostemma sessile. Hier läßt sich zwar anatomisch nicht nachweisen, daß die Sproßoberseite, gegen welche zu die größere Blatthälfte inseriert ist, besser entwickelt ist. Setzt man aber eine solche Pflanze ins Dunkle, so bemerkt man schon nach kurzer Zeit, daß die Sproßspitze sich stark nach unten krümmt. Es besitzt also die Sproßoberseite ein stärkeres Wachstum, das nur infolge des Heliotropismus bei normalwachsenden Pflanzen nicht in Erscheinung treten kann. Bei Sproßstecklingen dieser Pflanze treten außerdem die ersten Wurzeln gewöhnlich zuerst an der Basis der Oberseite auf und bleiben auch lange Zeit gegenüber den später auf der Unterseite des Sprosses sich bildenden im Wachstum voran, was ebenfalls darauf hindeutet, daß die Sproßoberseite die besser ernährte ist.

Ist die Blattasymmetrie tatsächlich auf verschiedene Ernährung der Blatthälften von seiten des Muttersprosses zurückzuführen, so liegt die Frage nahe, ob sich nicht symmetrische Blätter durch Hemmung des Nahrungszustromes auf der einen Seite des Blattes in asymmetrische verwandeln lassen. Zur Ausführung dieses Versuches wählte ich bequemlichkeitshalber Pflanzen mit größeren Blättern aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen, durchschnitt an den eben erst aus der Knospe hervorgetretenen Blättern die Gefäßbündel des Blattstiels an der einen Flanke und steckte, um jede spätere Verwachsung der Gefäßbündel hintanzuhalten, in den Schnitt Deckglassplitter. Wie auch die photographische Abbildung (Fig. 1) zeigt, erhielt ich auf diese Weise in allen Fällen Blätter, bei welchen die eine Seite gegenüber der anderen in mehr oder minder deutlichem Maße in ihrer Entwicklung zurückblieb. Bei handförmig geteilten Blättern, wie bei Ampelopsis, Heptapleurum verrucosum waren es die Teilblättchen der verletzten Seite, die in der Entwicklung zurückblieben. In einigen Fällen konnte ich bei Begoniaarten die Asymmetrie direkt umkehren. Wichtig für das Gelingen des Versuches ist es, daß der Schnitt möglichst nahe der Lamina in den Blattstiel gemacht wird, da sonst die Gefäßbündel der verletzten Seite noch im Blattstiel oberhalb der Schnittfläche in Verbindung mit denen der unverletzten Seite treten und so die Asymmetrie weniger deutlich sich ausbildet.

Ähnlich wie das Einschneiden wirkte bei den wenigen angestellten Versuchen die Torsion des Blattstiels. Zu diesem Zwecke wurden möglichst junge Blätter von Boehmeria platyphyllos um 180° an der

Basis gedreht und während der Weiterentwicklung in dieser Lage zwischen Glasplatten festgehalten. Dabei stellte es sich heraus, daß die Seite des Blattes eine stärkere Entwicklung aufwies, deren entsprechende

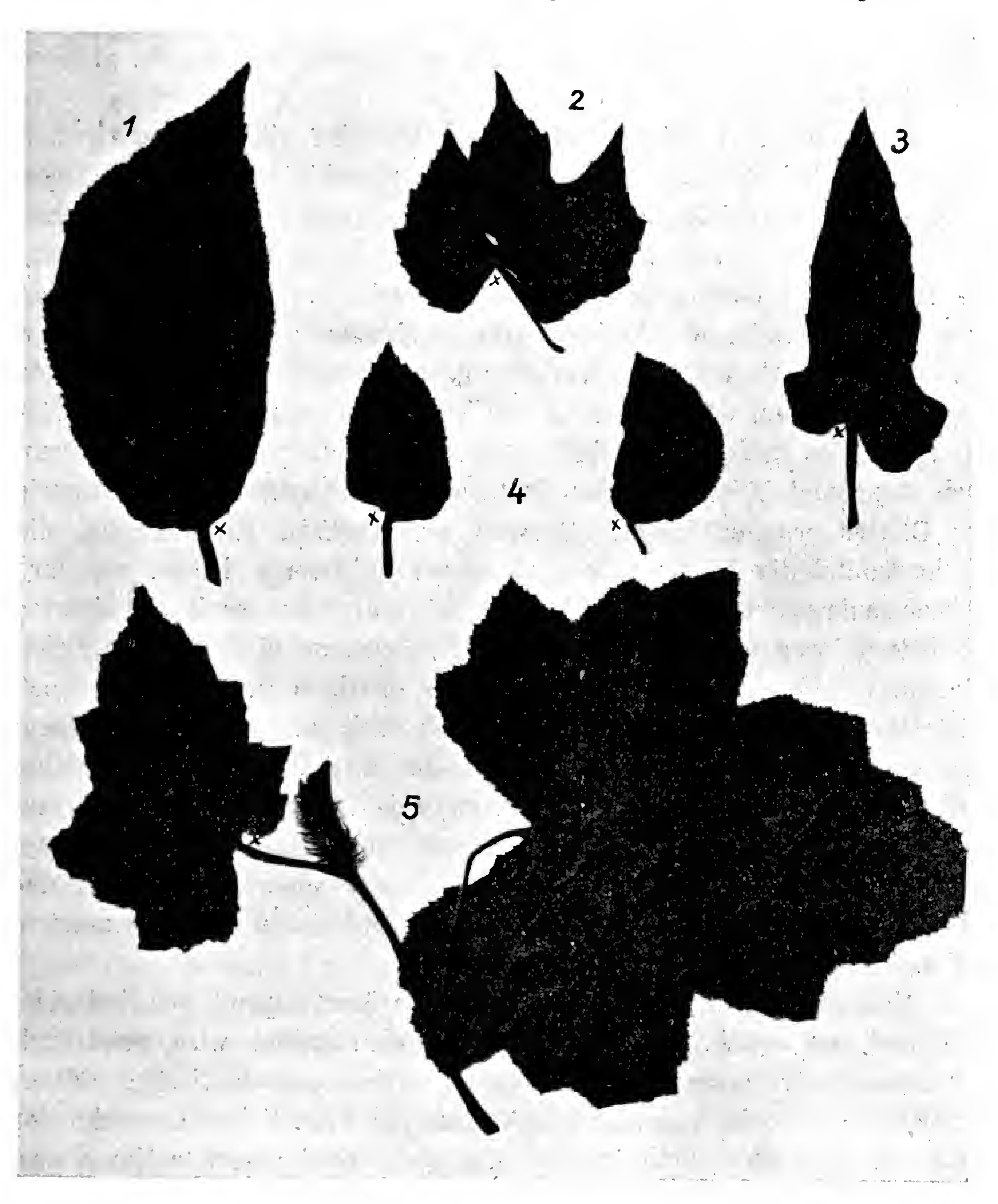


Fig. 1. Normalsymmetrische Blätter, durch einseitige Verletzung in asymmetrische verwandelt. (Die verletzte Partie des Blattstiels ist durch einen * angedeutet.) 1. Boehmeria platyphyllos. 2. Vitis vinifera. 3. Rubus molucanus. 4. Eupatarium macrophyllum. 5. Rubus alceaefolius.

Blattstielpartie infolge der Drehung Zugspannung erlitt. Damit stimmen auch meine Beobachtungen überein, die ich an Pflanzen machte, bei denen neben symmetrischen Blättern manchmal mehr oder weniger

deutlich asymmetrische vorkommen. Diese asymmetrischen Blätter waren infolge ihrer Lage gezwungen, schon im jungen Zustand eine starke Torsion ihres Blattstiels auszuführen, um in günstige Lichtlage zu kommen. Auch hier zeigte sich — besonders deutlich bei Vitis inconstans, — daß der durch Zug gespannten Blattstielflanke auch die größere Blatthälfte entsprach.

Wie Goebel[1]) schon früher betonte, wird die Asymmetrie und Anisophyllie bei Pflanzen mit habitueller Anisophillie bereits am Vegetationspunkt ausgebildet und hängt von der Dorsiventralität desselben ab. Es ist daher von vornherein anzunehmen, daß durch Änderung der Lage, der Beleuchtung oder des Schwerkraftreizes nicht so leicht eine Änderung oder ein Aufheben dieser Erscheinuugen hervorgerufen werden kann. Es müßte zuerst eine Umwandlung des ganzen Sproßaufbaues erfolgen, der wiederum den Vegetationspunkt beeinflußt. Dadurch wird es auch verständlich, warum an etiolierten Sprossen, wenn auch manchmal in schwächerem Maße die Anisophyllie und Asymmetrie der Blätter erhalten bleibt. Sprosse von Callisia, Elatostemma, die ich horizontal die Rückenseite nach unten kultivierte, hätten um ihre Blätter senkrecht zur Lichtquelle zu stellen, durch ein wenig gesteigertes Wachstum ihrer schlechter ernährten Rückenseite diese Lage erzielen können. Statt dessen wuchs die besser ernährte Bauchseite in noch erhöhtem Maße, die Sproßspitze beschrieb nach unten also vom Lichte weg einen Kreis, um so nach Vollendung desselben die ihr günstige Lichtlage einzunehmen. Rhizome von Begonia Rex und Begonia semperflorens, die ich mit der Bauchseite nach unten in den Boden legte, gingen früher oder später zugrunde, ohne daß eine Umwandlung der Bauch- in Rückenseite und hiermit eine Umdrehung der Asymmetrie der Blätter eintrat.

Daß die Asymmetrie der Blätter vom Muttersproß aus induziert wird und von der Art der Insertion an diesem bedingt wird, zeigt auch der Querschnitt durch die Blattstielbasis solcher asymmetrischer Blätter. Bei Klugia Notoniana (Fig. 2) z. B. läuft die Blattstielseite, welche der größeren Blatthälfte entspricht, in eine sich verschmälernde Kante aus, in der die Gefäßbündel gegen den Rand zu immer kleiner werden. Die gegenüberliegende Seite dagegen, welcher die kleinere Blatthälfte aufsitzt, ist abgerundet, von Anfang an nach innen eingeschlagen und „kongenital" mit dem mittleren Teil des Blattstiels verwachsen. Der Querschnitt hat daher die Form einer Mondsichel, bei welcher aber ein

---

1) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Jena 1898.

Sichelende nach innen eingerollt ist und der Mitte anliegt. Infolgedessen sind die kleinsten Gefäßbündel dieser Seite gegen die Mitte zu aufgelagert. Erst in der Nähe der Lamina rollt sich diese eingeschlagene Seite nach außen.

Bezüglich der Anisophyllie finden wir ähnliche Verhältnisse. Läßt man Sprosse anisophyller Pflanzen sich neu bewurzeln, so zeigt sich, daß die ersten Wurzeln immer an der Seite der Sproßachse auftreten, an welcher weiter oben das größere Blatt sitzt. So hatte z. B. Strobilanthus glomeratus auf der besser ernährten Seite drei große Wurzeln, auf der weniger gut ernährten, der weiter oben das kleine Blatt ansaß, sechs um die Hälfte kleinere Wurzeln etwas später hervorgebracht. Das größere Blatt hat einerseits bereits bei seiner Entstehung am

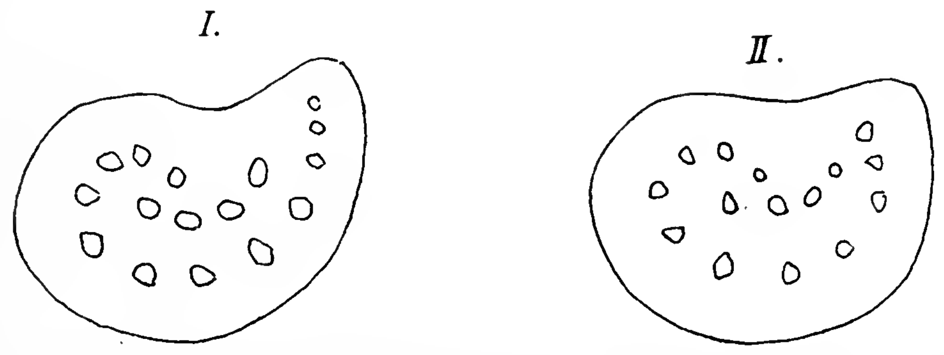


Fig. 2. Querschnitt durch den Blattstiel von Klugia Notoniana. *I.* An der Basis. *II.* Gegen die Mitte zu. Die rechte Flanke entspricht der größeren Blatthälfte.

Vegetationspunkt günstigere Entwicklungsverhältnisse gehabt als sein Gegenüber, vermag andererseits auch infolge seiner größeren Blattfläche die Seite, an welcher es entstanden ist mit größeren Mengen von Baustoffen zu versehen, also besser zu ernähren. Dadurch muß, da die größeren Blätter an der vom Licht abgewandten Seite entstehen, der Gegensatz der Ober- und Unterseite des Sprosses mit jedem neu auftretenden Blattpaar sich steigern. Woher aber der erste Anstoß der Ernährungsdifferenz der jeweiligen Ober- und Unterseite kommt, bedarf noch genauer Einzeluntersuchungen. Wie bereits Goebel u. a. früher gezeigt haben, spielen außer der Beeinflussung von seiten des Muttersprosses Licht- und Schwerkraftreize eine Hauptrolle hierbei. Die Wirkung der letzteren auf die Ernährung ließe sich vielleicht zum Teil so erklären, daß die verschiedenen Pflanzenarten in verschiedenem Maße gegenüber dem Licht und der Schwerkraft reagieren. Je nachdem der eine oder andere Faktor stärker zur Wirkung gelangt, wird die Wachstumsrichtung erfolgen. Nehmen wir z. B. an, ein Sproß ist negativ geotropisch, wird aber durch die Einwirkung des Lichtes gezwungen, wagrecht zu wachsen, so wirkt der Schwerkraftreiz beständig der Lichtwirkung entgegen, ohne imstande zu sein, diese auf sie einwirkende

Spannung zu überwinden. Fortwährend neue Nährstoffe wandern infolge dieses Spannungsreizes in die Sproßunterseite, um deren mechanische Elemente zu verstärken. Dadurch wird der Sproß auf der Unterseite besser ernährt und damit auch der Vegetationspunkt und die ersten Blattanlagen. Hiermit würden auch die Untersuchungen übereinstimmen, die Bücher[1]) an Sprossen verschiedener Pflanzen machte, die wagrecht kultiviert und an der Aufrichtung in die vertikale Lage mechanisch verhindert wurden.

Wie sehr die Einwirkung des Lichtes an der Erscheinung der Anisophyllie beteiligt ist, möge an einem Beispiele etwas eingehender dargestellt werden.

Die jungen Sprosse des in den Mittelmeerländern so häufigen Mesembryanthemum edule sind orthotrop, und besitzen fleischige, sitzende, dreikantige Blätter in dekussierten Blattpaaren. Die beiden Blätter je eines Blattpaares sind von gleicher Form und Größe. Hat der Sproß eine bestimmte Länge erreicht, so legt er sich dem Boden an und wächst plagiotrop weiter. Sobald die Pflanze plagiotropen Wuchs angenommen hat, wendet sich die Sproßspitze sichelförmig nach oben, indem die dem Boden aufliegende Seite des Sprosses stärker wächst und kräftiger ernährt wird, was sich durch stärkere Ausbildung der Gewebe der Unterseite deutlich wahrnehmen läßt. Infolge dessen erhält auch das nach unten zu liegende Blatt mehr Nahrungsstoffe als sein Gegenüber, ist infolgedessen etwas größer als dieses. Später macht nun das Internodium eine halbe Drehung nach einer Seite, so daß die Blattpaare nicht mehr rechtwinklig, sondern schiefwinklig gekreuzt erscheinen oder fast zweizeilige Blattstellung vortäuschen. Durch diese Drehung sind beide Blätter mit ihrer Blattoberseite mehr oder weniger senkrecht zum einfallenden Lichte gestellt, ohne daß eine Drehung des nach oben liegenden Blattes notwendig ist. Die Drehung der Internodien geschieht abwechselnd, das eine wendet sich nach rechts, das andere nach links usw.

Hieran schließt sich eine Gruppe aus der Gattung Mesembryanthemum, die Sonder[2]) unter dem Namen Linguaeformia Haw. zusammenfaßt. Er definiert sie „Blätter zweireihig, zungenförmig, an der Spitze schief gekielt". Salm Reifferscheid-Dyck gibt in seiner „Monographia generum Aloes et Mesembryanthemi" Abbildungen von einigen dieser Arten wie M. adscendens Haw. M. cultratum Nob. M. uncatum Nob. M. depressum Haw. M. scalpatrum Haw. M. grandiflorum

1) Pringsheim's Jahrbücher der Botanik, Jahrg. 1906.

2) Flora capensis. Siehe Engler, Natürliche Pflanzenfamilien.

Haw. u. a. und beschreibt sie in gleicher Weise wie Sonder im Gegensatz zu den übrigen Mesembryanthemumarten mit „foliis distichis“ (Fig. 3) M. linguaeforme, der Hauptvertreter dieser Gruppe, besitzt ein nach allen Seiten hin dem Boden anliegendes Sproßsystem. Die Blätter

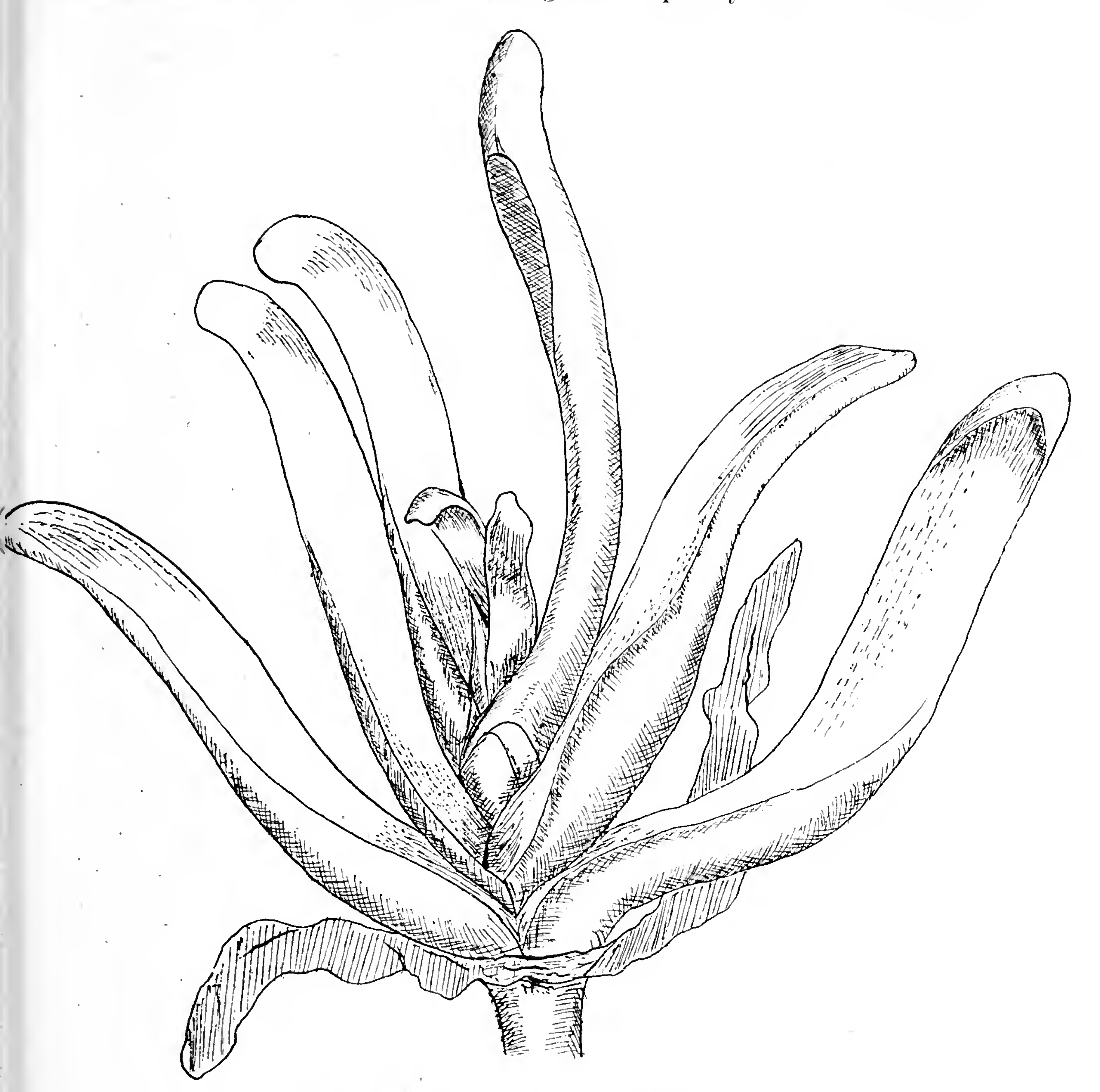


Fig. 3. Mesembryanthemum linguaeforme.

sind am Grunde scheidig verwachsen, fleischig, breitlinealisch und sichelförmig nach oben gekrümmt. Wie aus den oben zitierten Beschreibungen hervorgeht, erscheinen sie zweizeilig und zwar in der Weise, daß das eine Blatt je eines Blattpaares größer als das andere ist, der Sproß also anisophyll ist. Zugleich sind die fleischigen Blätter

durch eigenartige Druckformen ausgezeichnet, die sich darin äußern, daß das kleinere Blatt in der Knospenlage eine seiner Form entsprechende Mulde in das größere preßt, die auch bei der Weiterentwicklung der Blätter erhalten bleibt. Die Sproßinternodien sind sehr kurz, so daß die Blattpaare dicht aufeinander sitzen.

Es ist nun sehr auffallend, daß diese Gruppe allein unter der Gattung Mesembryanthemum nicht gekreuzte, sondern zweizeilige Blattstellung besitzen solle. Van Tieghem[1]) ist dieser Frage näher getreten und hat sie in folgender Weise zu erklären versucht.

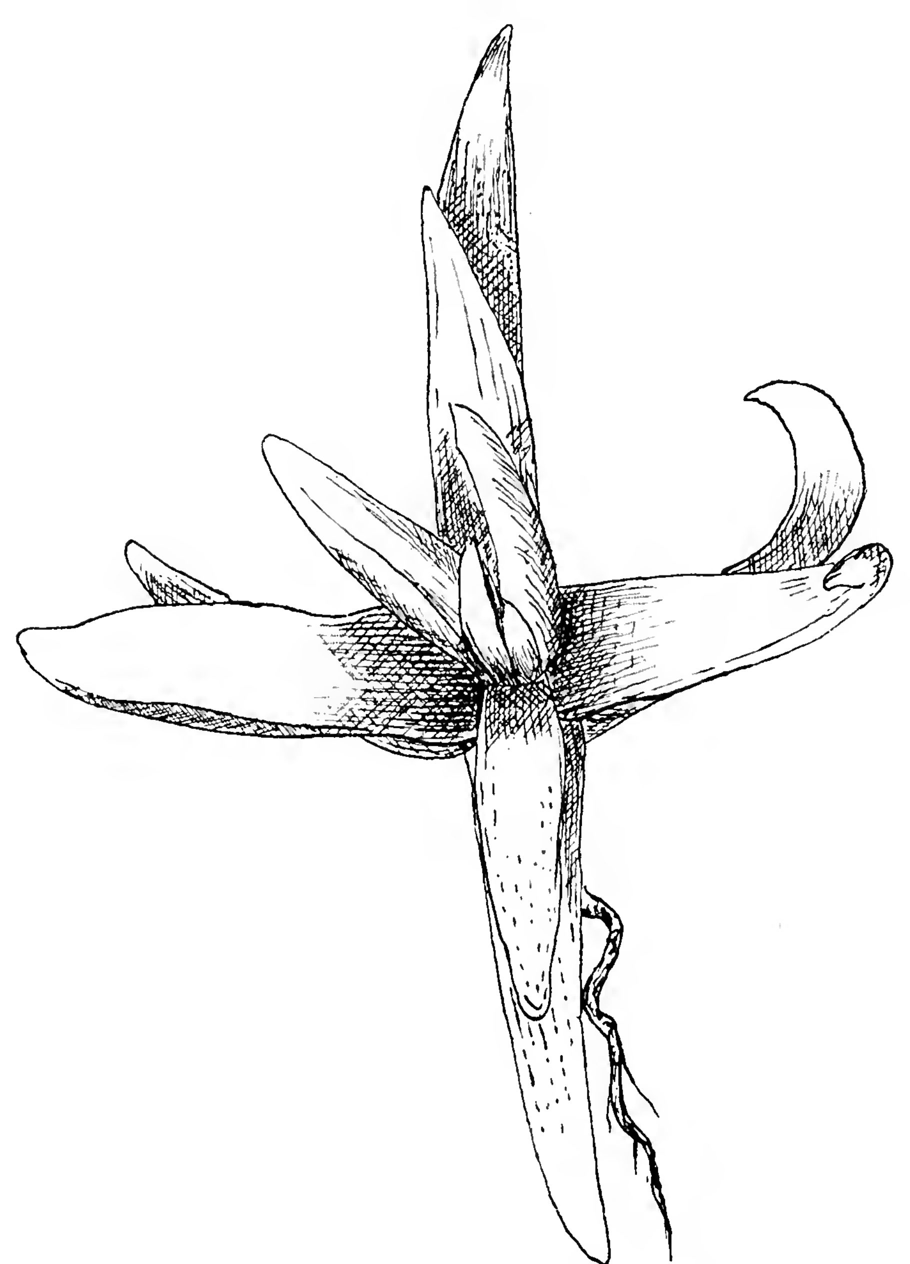


Fig. 4. Mesembryanthemum linguaefvrme. Jugendform.

Der Sproß trägt hier an jedem Knoten ein Paar ungleiche Blätter und endigt mit einer Blüte. Das große Blatt bringt aus seiner Achsel einen Zweig hervor, der nichts trägt als ein Paar ungleicher Blätter, von denen das eine nach vorn, das andere nach rückwärts liegt. Das große ist vorn, folglich mit einer Übergangsdifferenz $^1/_2$ angeordnet und trägt eine Blüte, das kleinere Blatt ist steril. Dieser Zweig stellt sich in die Verlängerung des vorangehenden und sein Blattpaar über das des vorausgehenden, aber in umgekehrter Weise, das kleinere stellt sich über das große und das große über das kleine, während der Blütenstand auf die Seite gedrängt wird und als Achselsproß des kleineren erscheint. Hernach bringt das große Blatt des Astes in seiner Achsel einen neuen Ast, der sich dann genau so verhält, wie

1) Ramification verticillée isotique. Annales des sciences naturelles, 8. Sér., 2, 1896.

der Hauptsproß an dem er entstanden. Dieses wiederholt sich wieder und es resultiert daraus ein echtes Sympodium, auf dessen Flanken die Blätter in unregelmäßigen Paaren eingefügt sind, alle superponiert von Paar zu Paar, in Wirklichkeit aber von zwei zu zwei Paaren, gleichsam eine zweizeilige Blattstellung vortäuschend. Daß diese Erklärung von van Tieghem nicht richtig ist, zeigt sowohl die Entwicklungsgeschichte als der Vegetationspunkt. Die jungen Keimpflanzen von Mesembryanthemum linguaeforme (Fig. 4) sind wie die aller übrigen Mesembryanthemumarten orthotrop, isophyll und die auf die Cotyledonen folgenden Blattpaare normal mit einander gekreuzt. Erst später nimmt die Pflanze einen plagiotropen, anisophyllen Wuchs an, die Blätter krümmen sich sichelförmig nach oben und die Blattpaare gehen in jene scheinbare Zweizeiligkeit über. Um zu untersuchen, ob die Schwerkraft oder das Licht die Ursache des plagiotropen Wuchses ist, wurden orthotrope Keimpflanzen wagrecht in Töpfen kultiviert und durch schräg gestellte Spiegel von unten beleuchtet. Es zeigte sich, daß hierbei die neuentstehenden Blätter durch stärkeres Wachstum der von der Lichtquelle abgewandten Seite sich sichelförmig nach unten zu gegen das Licht krümmten und der Sproß plagiotropen Wuchs annahm. Sobald die Pflanze plagiotropen Wuchs angenommen hat, tritt bei ihr, ähnlich wie wir es bei Mesembryanthemum edule gesehen haben, abwechselnd nach rechts und nach links eine Torsion der Internodien ein, so daß die Blätter nicht mehr gekreuzt, sondern zweizeilig zu stehen scheinen. Durch diese Drehung der Internodien wird auch die Oberseite jener Blätter, die bei gekreuzter Lage die Rückenseite gegen das einfallende Licht zeigen würden, in günstige Lichtlage gebracht. Diese Torsion kann an der normal wachsenden Pflanze nicht beobachtet werden, da die Internodien sehr kurz und außerdem vom Blattgrund umhüllt sind. Kultiviert man aber eine solche scheinbar zweizeilige Pflanze einige Monate im Dunkeln, so strecken sich die Internodien und die Blattpaare erscheinen schief gekreuzt mit einander. Wir sehen daraus, daß durch die Einwirkung des Lichtes einerseits aus einem orthotropen Sproß mit rechtwinkelig gekreuzten Blattpaaren ein plagiotroper Sproß mit schiefwinklig gekreuzten Blattpaaren entsteht, der, einmal gebildet, sich durch Ausschaltung des Lichtes nicht mehr in einen orthotropen umwandeln läßt. Andererseits aber wirkt das Licht noch weiter in der Weise ein, daß die Internodien eine Drehung ausführen, um die Blattoberseite senkrecht zum Licht zu stellen. Diese Drehung unterbleibt, sobald wir das Licht ausschalten.

Bei anderen plagiotropen Arten der Gattung Mesembryanthemum, z. B. M. difforme, M. praecipue, M. angustatum, zeigen sich ebenfalls zugleich schiefwinkelige Kreuzung, Anisophyllie und jene typischen Druckformen auf den Blättern, so daß wir an diesen Pflanzen deutliche Übergänge der verschiedenen Wuchsformen der Gattung Mesembryanthemum besitzen. Wie diese schiefgekreuzte Blattstellung und die Anisophyllie zustande kommt, sehen wir am Vegetationspunkt von M. linguaeforme. Fig. 5 *I* zeigt, daß derselbe nicht gleichmäßig gebaut ist, sondern von Anfang an verschoben und auf einer Seite verbreitert ist. Infolge der Torsion der Sproßachse unterhalb der nächstälteren Blätter fällt diese verbreiterte Partie auf die besser ernährte Rückseite des Sprosses, an ihr wird das größere Blatt des entstehenden Blatt-

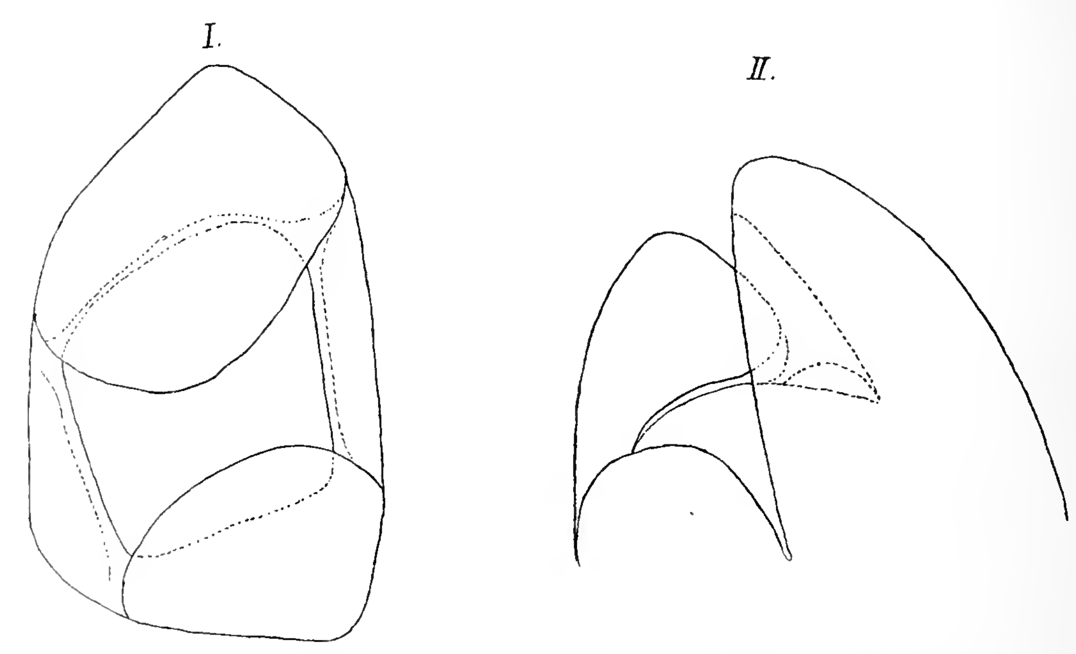


Fig. 5. Vegetationspunkt von Mesembryanthemum linguaeforme.
I. Von oben gesehen; *II.* ein anderes Stadium von der Seite.

paares angelegt. Dieses wächst bedeutend rascher heran und erhält durch die Wirkung des Lichtes eine fixe Lage gegenüber dem größeren Blatte des vorhergehenden Paares. Dadurch, daß sich dieses größere zuerst ins Freie tretende Blatt senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stellt, erfolgt eine Torsion des unter ihm liegenden Internodiums. Infolgedessen kommt dies eine Blatt der nächstjüngeren Blattanlage wiederum auf die Sproßunterseite, also in die Zone der besseren Ernährung zu liegen und erfährt wiederum im Gegensatz zu seinem Gegenüber ein stärkeres Wachstum. Fig. 5 *II* zeigt ein anderes Stadium des Vegetationspunktes von der Seite aus gesehen. Es sind vier Blätter angelegt, die schief gekreuzt erscheinen, von einem Sympodium im Sinne van Tieghems ist also nichts zu bemerken.

Wir sehen aus diesem Beispiel von M. linguaeforme, daß durch die Wirkung des Lichtes und wohl auch der Schwerkraft aus einer

radiären Pflanze mit normal dekussierter Blattstellung eine plagiotrop wachsende erzeugt wird. Infolge des plagiotropen Wuchses treten Reizvorgänge im Pflanzenkörper auf, welche bewirken, daß die Sproßunterseite besser ernährt wird. Zugleich wird auch der Vegetationspunkt plagiotrop unsymmetrisch und einseitig stärker ernährt, wodurch von Anfang an Anisophyllie bedingt wird.

Die Druckformen auf den Blättern lassen sich in der Weise erklären, daß die junge Knospe von den Scheiden der älteren Blätter in ihrer Entwicklung gehemmt ist, beim Heraustreten ins Freie eine bedeutende Spannung zu überwinden hat, so daß das kleinere etwas später entstehende dicht an das größere noch weiche und plastische gepreßt wird. Wenn man alle älteren Blätter und Blattscheiden vorsichtig entfernt, solange die Knospe noch ganz jung ist, so gelingt es manchmal diese groß zu ziehen, ohne daß die Druckformen an den Blättern auftreten.

Daß die Blüte am Ende der Sproßachse entsteht, wie van Tieghem angibt und ein Seitensproß in die Verlängerung des Hauptsprosses tritt, ließe sich daraus schließen, daß bei anderen Mesembryanthemumarten die Blüte ganz allgemein endständig auftritt. Doch muß dieses Aufdieseitedrängen der Blüte von seiten des zum Hauptsproß werdenden Seitensprosses schon sehr bald eintreten. Auf Grund der Untersuchung einer Reihe von Vegetationspunkten, die allerdings das erste Stadium der Blütenentwicklung nicht zeigten, möchte ich jedoch eher vermuten, daß die Blüte hier seitlich entsteht, ähnlich wie es W. Müller[1]) bei den dorsiventralen Blütenständen der Boragineen und Solaneen gezeigt hat.

Für diese Lagen- und Formveränderung sukkulenter Blätter durch die Wirkung des Lichtes bietet Gasteria decipiens ein weiteres Beispiel Im Gegensatz zu M. linguaeforme besitzt hier der Sproß von Anfang an zweizeilige Blattstellung und bleibt während seiner ganzen Entwicklung orthotrop. Da die Blätter ziemlich dicht aufeinander stehen, so müssen sie sich durch teilweise Beschattung gegenseitig in der vollen Ausnützung des Lichtes behindern. Es wächst nun eine Kante des ungestielten, fleischigen Blattes stärker als die andere, infolgedessen die Lamina schräg nach rückwärts gebogen erscheint. In gleicher Weise folgen die übrigen Blätter und es wird so der Anschein erweckt, als hätten wir es hier mit spiral angeordneten Blättern zu tun. Nach-

1) W. Müller, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen der Boragineen und Solaneen. Flora 1905, Bd. 94.

dem ich die Pflanze fast ein Jahr lang im Dunkeln gezogen hatte, zeigte sich, daß an den älteren Blättern vom Tage der Dunkelstellung an jedes weitere Zurückkrümmen unterblieben war, ein neu hinzugewachsenes ohne jede Krümmung gemäß seiner ursprünglichen Anlage weiter wuchs. Es vermag also die Wirkung des Lichtes bei diesen sukkulenten Pflanzen aus einer dekussierten Blattstellung eine scheinbar zweizeilige und aus einer normal zweizeiligen eine scheinbar spiralige zu erzeugen, je nachdem ein platiotroper oder ein orthotroper Sproß vorliegt.

Goebel hat die Ansicht ausgesprochen[1]), daß auch die Symmetrieverhältnisse der Blüten durch Ernährungsverhältnisse bedingt seien und dafür eine Reihe von Beweisen erbracht. Zur experimentellen Bestätigung dieser Ansicht machte ich Versuche, durch mechanische Eingriffe an ganz jungen Blütenanlagen, ähnlich wie bei den oben erwähnten Blattversuchen, die Symmetrieverhältnisse der Blüten zu ändern. In den weitaus meisten Fälleu mißlangen diese jedoch, weil entweder die Blütenbildung schon zu weit vorgeschritten war oder die Blüten die Operation nicht aushielten und vertrockneten. Bei einer sehr jungen Amaryllisblüte konnte ich aber durch vorsichtiges Zerstören der Leitungsbahnen mit einer glühenden Nadel erreichen, daß die oberen Kronblätter auffallend in der Entwicklung zurückblieben und eine typisch dorsiventrale Blüte entstand. Auf die gleiche Weise gelang es mir bei den zygomorphen Blüten von Rehmannia angulata H. eine Blütenform zu erzielen, welche statt fünf verschieden großen Blumenblättern vier gleich große besaß, die eine radiäre Blüte bildeten. Das fünfte Blumenblatt saß als winziges, braunes, abgestorbenes Gebilde seitlich an. Bei Mimulus cardinalis (Fig. 6) blieb das Blumenblatt, das der auf gleiche Weise verletzten Blütenpartie entsprach, ebenfalls wesentlich in seiner Entwicklung zurück. Außerdem zeigte sich, daß die rote Punktierung auf gelbem Grunde, durch welche diese Blütenform ausgezeichnet ist, an der in der Entwicklung zurückgebliebenen Partie bis auf wenige Punkte ausgeblieben war.

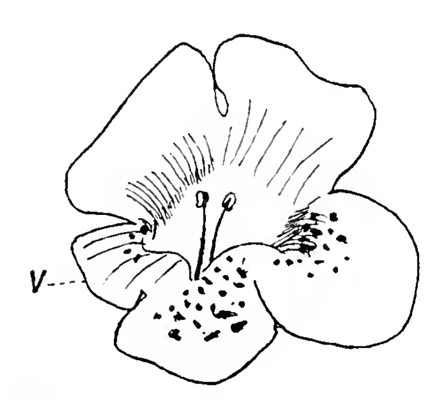


Fig. 6. Blüte von Mimulus cardinalis. V entspricht der verletzten Seite des Blütenstieles.

1) Wiesner-Festschrift 1907: Über Symmetrieverhältnisse in Blüten.

Über Adventivknospen und verwandte Bildungen auf Primärblättern von Farnen.

Von **Walter Bally.**

(Mit 18 Abbildungen im Text.)

Mit den nachfolgenden Untersuchungen wollte ich drei Dinge studieren.

1. Die normale Entwicklung der Adventivknospen von Ceratopteris thalictroides (L.) Brogn.

2. Die Einwirkung äußerer Faktoren auf diese Entwicklung.

3. Wollte ich einige von Goebel früher beschriebene Fälle von „Mittelbildungen" zwischen Prothallien und Blättern, die auf den Primärblättern von Farnkräutern auftreten, eingehender untersuchen und in neuen Bedingungen kultivieren. Es handelte sich dabei um die Weiterführung von Experimenten, die Goebel begonnen und beschrieben hat[1]).

Es sei mir an dieser Stelle gestattet Herrn Geheimrat Goebel, in dessen Institut diese Arbeit ausgeführt wurde, für die Anregung zu diesen Untersuchungen, für seine vielen Ratschläge während derselben und für das überlassene Material meinen warmen Dank auszusprechen. Leider konnten nicht alle Untersuchungen zu Ende geführt werden, doch glaube ich, daß die erhaltenen Resultate genügend Interesse verdienen, um publiziert zu werden.

1. Ceratopteris thalictroides (L.) Brogn.

Trotzdem dieses eigentümliche Farnkraut schon öfters der Gegenstand entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Untersuchungen gewesen ist[2]), so sind die Adventivknospen doch meistens nur nebenbei erwähnt worden. Einzig Ford[3]) hat zwei Abbildungen von Schnitten durch Knospen gegeben. Es sind aber ältere Stadien, die uns keinen rechten Begriff von der Entwicklungsgeschichte geben können. Ich

---

1) K. Goebel, Experimentell-morphologische Mitteilungen in Sitzungsber. der mathem.-physikal. Klasse der königl. bayer. Akademie der Wissenschaften, Bd. XXXVII, Heft 2.

K. Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.

2) Kny, Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an Ceratopteris thalictroides. Nova acta K. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf., Bd. XXXVII, Nr. 4.

Ford, The anatomy of Ceratopteris thalictroides. Ann. of botany 1902.

Lachmann, L'origine des racines du Ceratopteris thalictroides.

3) l. c.

glaube, die ungenügende Kenntnis über die Entwicklung rührt daher, daß zur Untersuchung meist auf älteren fertilen oder sterilen Blättern gewachsene Adventivknospen verwendet wurden. Die Untersuchung dieser Gebilde bietet aber technische Schwierigkeiten verschiedener Art. Vor allem sind diese Knospen schon frühzeitig von Paleen überdeckt, dann hindert aber auch ihre Lage in den Winkeln zwischen den Fiederlappen sowohl die freie Präparation als auch die gute Orientierung von Schnitten.

Ich bin deswegen von dem Studium der auf den noch ungeteilten ersten Blättern gewachsenen Knospen ausgegangen. Kny[1]) und Goebel[2]) haben gute Abbildungen von jungen Pflanzen und von Primärblättern gegeben.

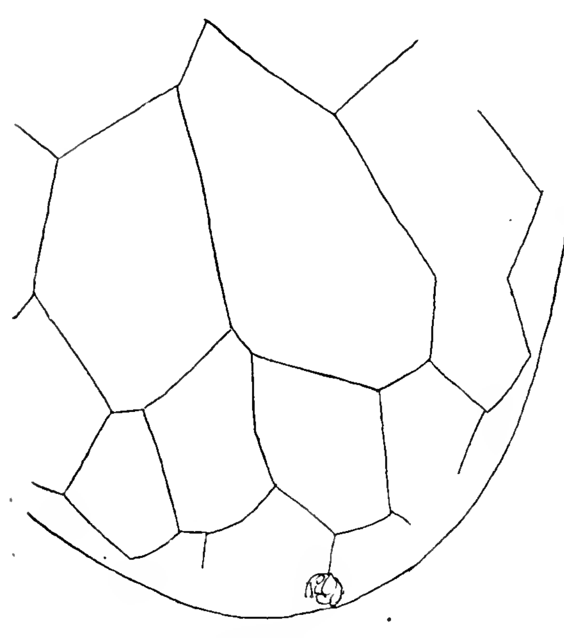


Fig. 1. Blattspitze von Ceratopteris thalictroides mit Adventivknospe.

Die Adventivknospen werden meistens auf dem dritten oder vierten Blatte angelegt. Sie finden sich an der Spitze der Blätter. Einen gesetzmäßigen Zusammenhang mit dem Verlauf der Gefäßbündel lassen sie nicht erkennen. Bald stehen sie in der Nähe eines Gefäßbündels, bald auch nicht. Manchmal finden sich zwischen der Knospe und dem nächsten Gefäßbündel im Mesenchym einzelne Elemente, die auf die nachträgliche Anlegung eines Gefäßbündels hinweisen. Fig. 1 soll die Lage einer in der Nähe eines Gefäßbündels befindlichen Knospe zeigen. Die Knospen entwickeln sich nie sehr weit, höchstens zeigt sich noch die Anlage eines zweiten Blattes, sie sind also für die Pflanze offenbar nutzlose Gebilde. Wie es dennoch gelingt, sie zum Austreiben zu bringen, werden wir später sehen. Zunächst sei die Entwicklungsgeschichte besprochen.

Die Anlage erfolgt auch hier wie in allen mir aus der Literatur bekannten Fällen exogen. Und zwar entsteht die Knospe sehr wahrscheinlich aus einer einzigen epidermalen Zelle. Die jüngsten von mir gefundenen Stadien zeigen zwei Zellen *A* und *B* (Fig. 2). Auch die benachbarten Zellen der Epidermis zeigen Teilungen in radialer und in tangentialer Richtung. Von den beiden Zellen *A* und *B* dürfen wir aber keine als Scheitelzelle ansprechen.

1) l. c., Taf. V, Fig. 2 u. 3.

2) Exper. Morph., pag. 20.

Nach einer Reihe weiterer Teilungen geht aus der einen dieser beiden Zellen die Stammscheitelzelle, aus der anderen die Blattscheitelzelle hervor. Aus der größeren Zelle *A* wird schon durch die erste

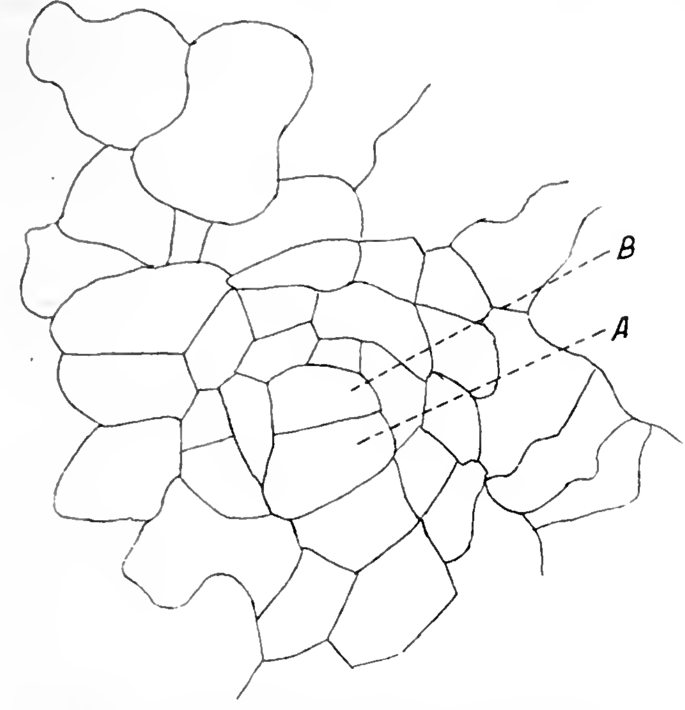


Fig. 2. Junge Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides.

Fig. 3. Junge Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides.

Teilung eine von oben gesehene dreiseitige Zelle herausgeschnitten (Fig. 3). Bei tiefer Einstellung oder bei Betrachtung von der unteren Seite des Blattes können wir jedoch erkennen, daß es sich nicht um eine typische dreiseitig pyramidale Stammscheitelzelle handelt, weil die seitlichen Wände unten nicht spitz zusammenlaufen. Auch unten findet sich eine

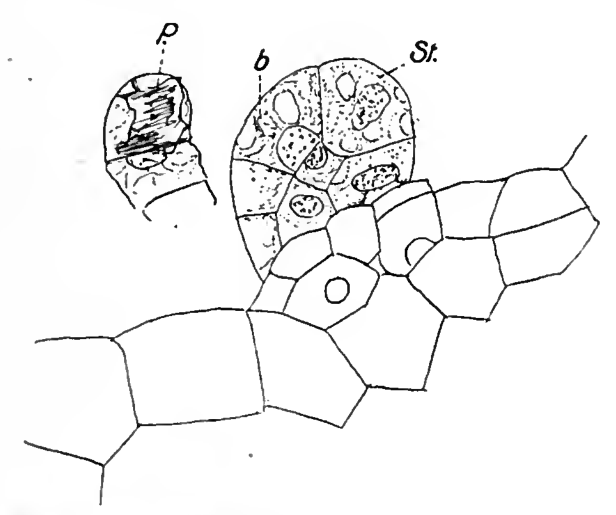


Fig. 4. Mikrotomschnitt durch eine junge Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides. *St* Stammscheitelzelle, *b* Scheitelzelle des ersten Blattes, *P* Haarschuppe.

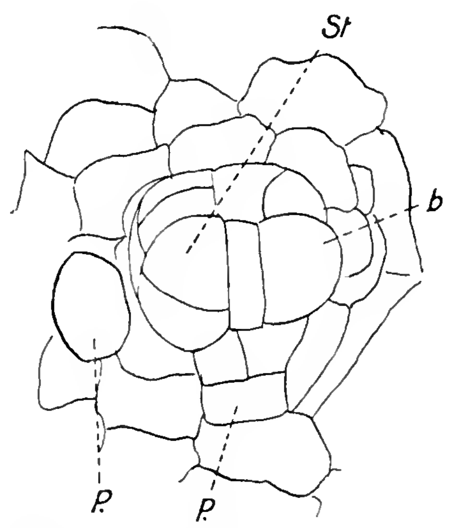


Fig. 5. Ältere Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides. Die Buchstaben haben die gleiche Bedeutung wie in Fig. 4.

Fläche. Wir können von einer unten abgeschnittenen Pyramide reden. Das ist auch aus Fig. 4, die nach einem Mikrotomschnitt angefertigt wurde, klar zu erkennen. Erst später wird eine typische, dreiseitig pyramidale Zelle herausgeschnitten. Auf dem Präparate, nach dem Fig. 5

angefertigt wurde, war eine solche deutlich zu sehen. Die Blattscheitelzelle tritt in der aus der Zelle *B* hervorgegangenen Hälfte auch erst nach einigen Teilungen auf. In den Fig. 4 und 5 habe ich sie mit *b* bezeichnet. Fig. 6 zeigt dann ein weiter vorgerücktes Stadium mit typischer Stamm- und Blattscheitelzelle. Hier ist auch schon die Anlage des Segmentes, aus dem das zweite Blatt hervorgeht, sichtbar. Man kann deutlich erkennen, daß es sich hierbei um ein von der Stammscheitelzelle abgeschnittenes Segment handelt.

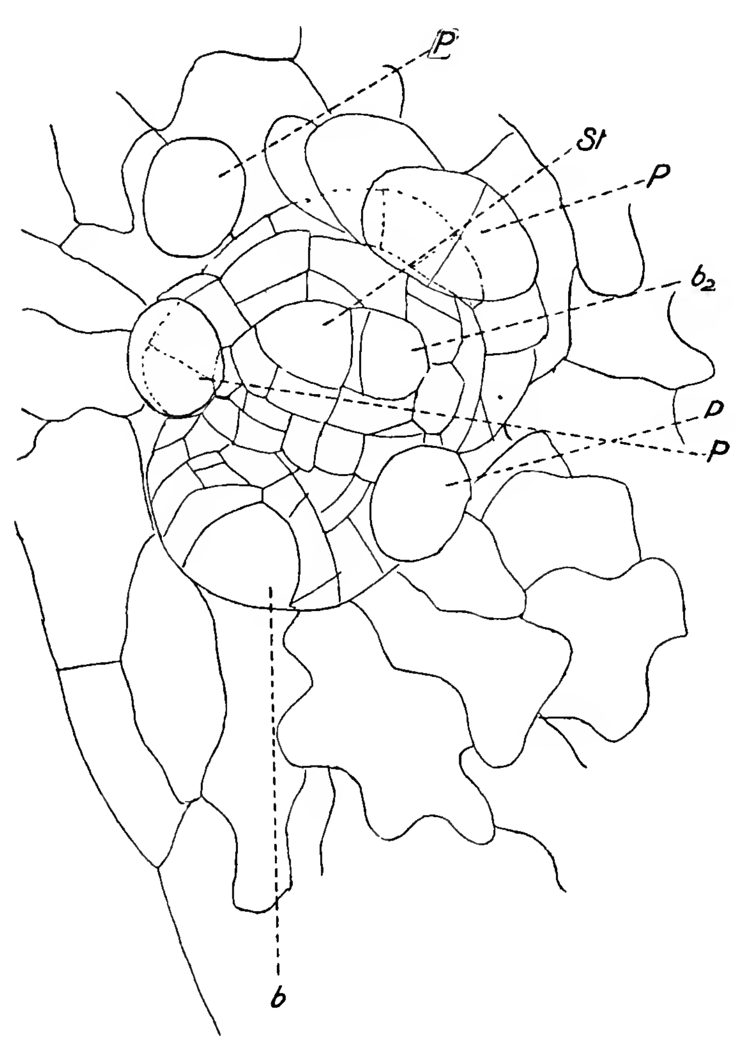


Fig. 6. Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides mit Anlage des Segmentes, aus dem das zweite Blatt hervorgeht (b_2). Übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 4 u. 5.

So viel ich aus der Literatur ersehen kann, steht der hier beschriebene Teilungsmodus einzig da. Während bei den von Heinricher[1]) studierten Fällen die Anlage der Blätter in Segmenten des Stammscheitels erfolgt, sind durch Kupper[2]) einige Fälle bekannt geworden, wo die Anlage der ersten Blätter unabhängig vom Stammscheitel in einiger Entfernung davon entsteht. Ceratopteris dürfte zwischen diesen Fällen die Mitte halten.

Anschließend an diese entwicklungsgeschichtliche Untersuchung möchte ich die Bedingungen besprechen, unter denen ein Auskeimen und eine Weiterentwicklung der in der Regel nach einigen Teilungen ruhenden Knospen auf den Primärblättern erfolgt. Es ist mir gelungen, solche Knospen zur Entwicklung zu bringen:

1) Heinricher, Über Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXXVIII.

Heinricher, Die jüngsten Stadien der Adventivknospen an der Wedelspreite von Asplenium bulbiferum. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. zu Wien, Bd. LXXXIV.

Heinricher, Wahrung der Priorität zur Frage über die Entwicklungsgeschichte und Keimung der Adventivknospen bei Farnen. Bot. Zentralbl., Bd. LX und Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1895.

2) W. Kupper, Über Knospenbildung an Farnblättern. Flora, Bd. 96, Heft 2.

1. Auf abgeschnittenen Blättern, die auf sterilisiertem Torf kultiviert wurden.

2. Auf Pflanzen, deren Stammscheitel weggeschnitten wurde. Es keimten dann schon nach kurzer Zeit auf den Blättern eine Menge sonst ruhender Knospen aus. Außerdem bildete sich in der Nähe des abgeschnittenen Scheitels eine neue Knospe aus. Dieses Experiment gelang sowohl an Pflanzen, die auf dem Lande gezogen wurden, als auch an solchen, die ich unter Wasser hielt.

3. Entwickeln sich die Adventivknospen, wenn an dem betreffenden Blatte die Gefäßbündel durchschnitten werden.

Die äußeren Bedingungen, die zum Austreiben nötig sind, sind also beinahe dieselben, wie bei einer dikotylen Pflanze, nämlich bei Bryophyllum crenatum, das von de Vries, Wakker, Goebel u. a. untersucht worden ist. Goebel[1]) hat die Resultate dieser Untersuchungen zusammengefaßt. Auch bei Ceratopteris ist eine deutliche Korrelation zwischen dem Sproßvegetationspunkt und den blattbürtigen Adventivknospen vorhanden. Es ist möglich, daß es sich dabei um vom Stammscheitel ausgehende Hemmungsreize, wie sie Erréra[2]) angenommen hat, handelt. Mir erscheint es wahrscheinlicher, daß zum Austreiben der Knospen eine bestimmte Konzentration der Assimilate, die, so lange der Stammscheitel da ist, dorthin geleitet werden, notwendig ist.

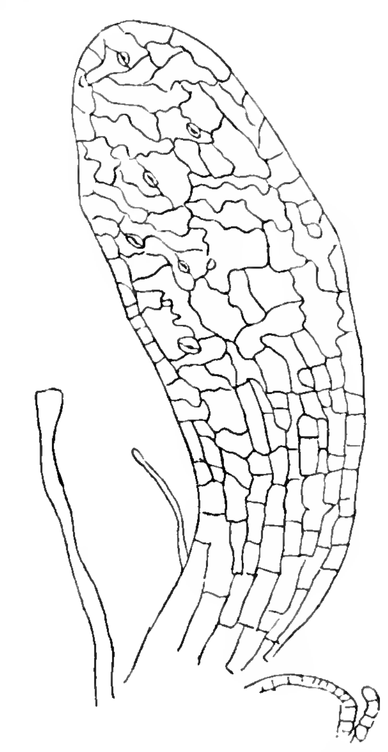


Fig. 7. Ceratopteris thalictroides. Auf einer Adventivknospe, die von einem Primärblatt abgetrennt wurde, ausgetriebenes Blatt ohne Gefäßbündel.

Für diese Erklärung spricht auch folgendes Experiment. Ich schnitt die Partie eines Blattes, die die jungen Adventivknospen trägt, weg und suchte die Schnitte so zu führen, daß möglichst wenig Blattgewebe mitkam. Diese jungen Knospen kultivierte ich dann weiter. Sie entwickelten sich auch in der Tat, aber die ersten Blätter zeigten einen sehr eigenartigen Bau. Ich fand folgende bemerkenswerte Hemmungsbildungen:

1. Ein Blatt, das gar keine Gefäßbündel, wohl aber zahlreiche Spaltöffnungen zeigte (Fig. 7)

1) K. Goebel, Exper. Morphol., pag. 142—150.

2) L. Erréra, Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux. Bullet. de la société royale de botanique de Belgique, T. CXLII, 1904.

2. Ein Blatt, dessen Gefäßbündel bloß bis zur Mitte reichte. Auf dem ganzen Blatt war nur eine Spaltöffnung ausgebildet. Die Spitze des Blattes, vom Strich $V - V^1$ an, war nur zweischichtig, das Mesenchym war nicht ausgebildet (Fig. 8).

3. Ein Blatt, das äußerst mangelhaft ausgebildete Gefäßbündel zeigte (Fig. 9).

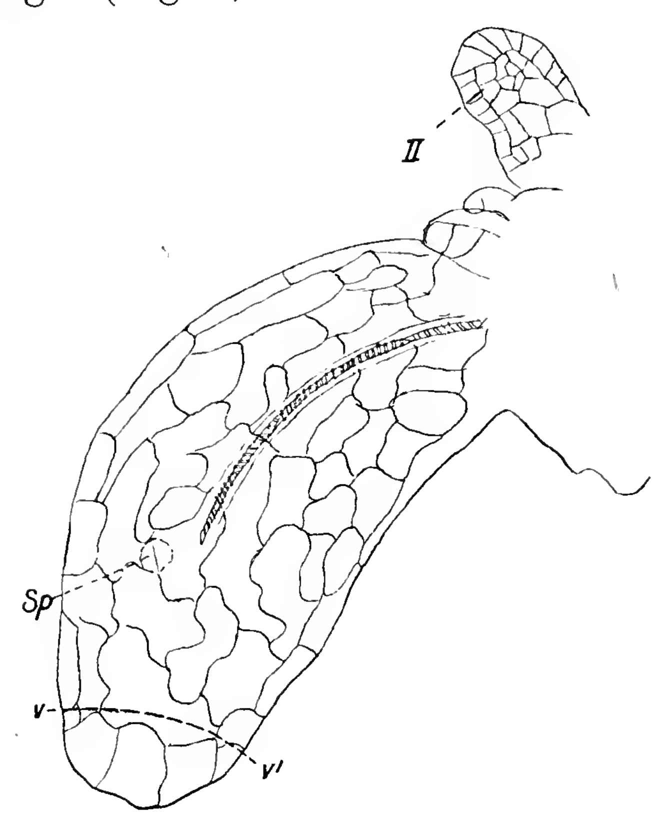


Fig. 8. Ceratopteris thalictroides. Primärblätter von einer aus einer abgeschnittenen Adventivknospe gekeimten Pflanze. Die Blattspitze vor der Strecke $V - V^1$ ist nur zweischichtig. *Sp* Spaltöffnung auf der Unterseite. *II* zweites Blatt.

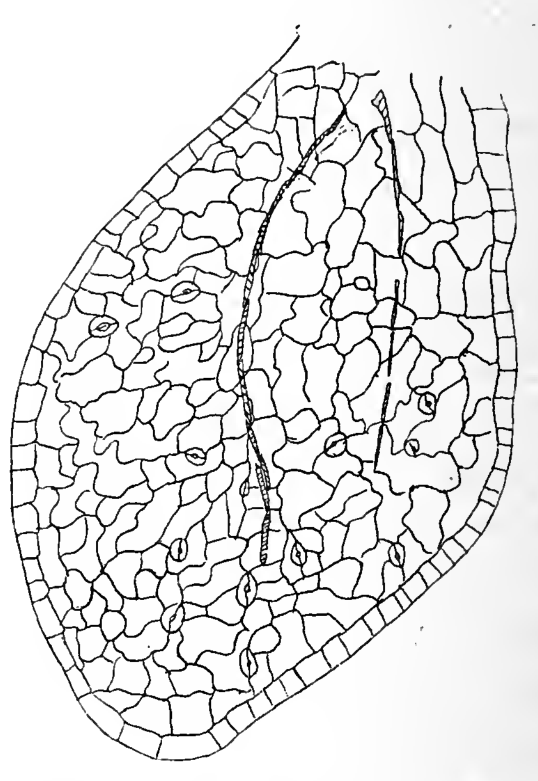


Fig. 9. Ceratopteris thalictroides. Primärblatt von einer aus einer abgeschnittenen Adventivknospe gekeimten Pflanze.

Es sind das ganz ähnliche Hemmungsbildungen, wie sie Goebel erhielt, als er abgeschnittene Stammknospen von Keimpflanzen auf Torf kultivierte[1]). Es mußte nach dem Ausgang der Goebel'schen Experimente wahrscheinlich erscheinen, daß eine Abhängigkeit bestehe zwischen dem Grad der Vereinfachung dieser Blätter und dem Alter der Blätter, von denen diese Adventivknospen abgeschnitten wurden. Eine solche Korrelation konnte ich jedoch nicht finden. Auch an Knospen, die aus älteren Blättern ausgeschnitten wurden, entwickelten sich derart einfache Blätter.

Nachdem die Entwicklung der auf den Primärblättern sich befindenden Adventivknospen studiert war, war es noch von Interesse zu erfahren, ob die Entwicklung auch bei Knospen, die auf den späteren

1) K. Goebel, Exper. Morphol., pag. 21.

Blättern sich bilden, in gleicher Weise vor sich geht. Wie schon oben erwähnt, stellen sich hier der Untersuchung Schwierigkeiten entgegen. Vor allem ist das Auffinden der jüngsten Stadien an den eingerollten Wedeln meist eine Sache des glücklichen Zufalls. Es ist mir dennoch

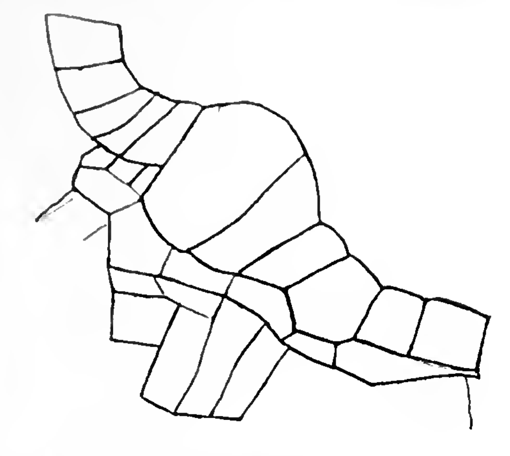


Fig. 10. Ceratopteris thalictroides. Junge Adventivknospe an einem Blatt einer älteren Pflanze.

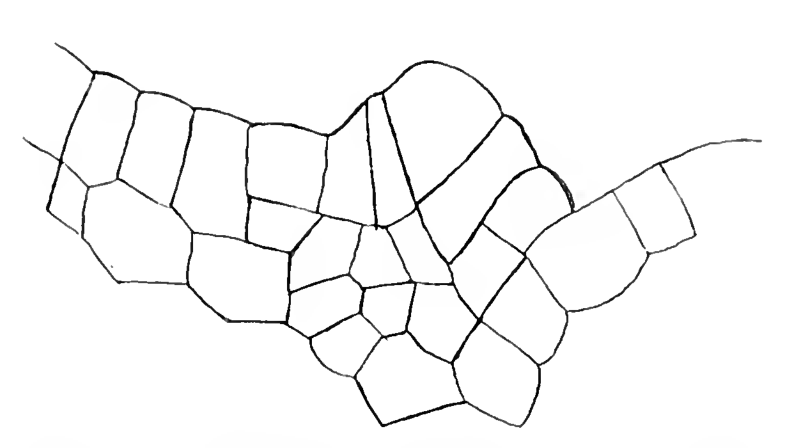


Fig. 11. Ceratopteris thalictroides. Junge Adventivknospe an einem älteren Blatte.

gelungen, einige junge Stadien aufzufinden. Fig. 10 zeigt ein zweizelliges Stadium von der Seite gesehen. Bei Fig. 11 sind schon einige weitere Teilungen erfolgt und Fig. 12 zeigt eine Knospe von oben betrachtet. Ich glaube aus diesen Figuren erkennen zu können, daß auch hier die Teilung in ähnlicher Weise vor sich geht wie auf den Primärblättern. Auch hier teilt sich eine Zelle in zwei. Aus der einen geht später die Stammscheitelzelle hervor, aus der andern die Scheitelzelle, die zur Bildung des ersten Blattes führt.

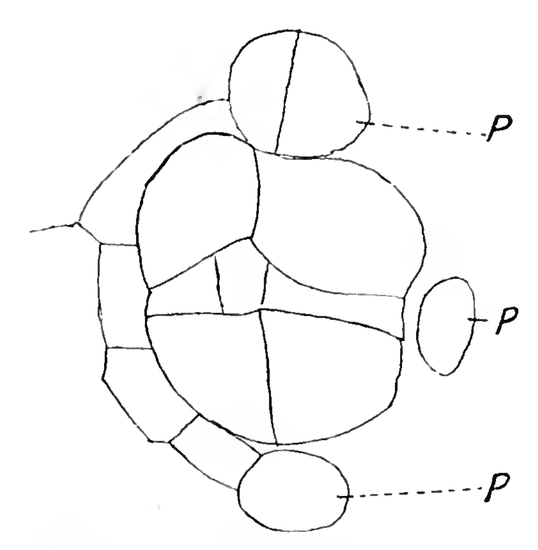


Fig. 12. Ceratopteris thalictroides. Adventivknospe auf einem älteren Blatt, von oben gesehen.

Polypodium aureum L.

Es ist Goebel gelungen auf Primärblättern von Polypodium aureum eigentümliche Auswüchse hervorzurufen, die in manchen Merkmalen an Prothallien, in andern an Blätter erinnern[1]). Goebel hatte die Freundlichkeit, mir dieselben zu weiteren Kulturen und zu Experimenten zu überlassen.

Es zeigte sich dabei zunächst, daß die Auswüchse imstande sind, sich zu verästeln, ganz ähnlich wie die analogen prothalloiden Bildungen von Alsophila van Geertii[1]). Fig. 13 zeigt einen solchen verzweigten

1) Dieselben sind abgebildet und beschrieben in Exper. morphol. Mitteil., pag. 122 und in Exper. Morphol., pag. 198.

2) Exper. morphol. Mitteil., pag. 124 und Exper. Morphol., pag. 200.

Auswuchs. Die mit *Bl* bezeichneten Lappen weisen die Merkmale von Blättern auf, während bei *St* eine dreischneidige Scheitelzelle die Anwesenheit einer Stammknospe erkennen läßt. Das sehr primitive Gefäßbündel reicht nur bis zur Mitte dieses Auswuchses.

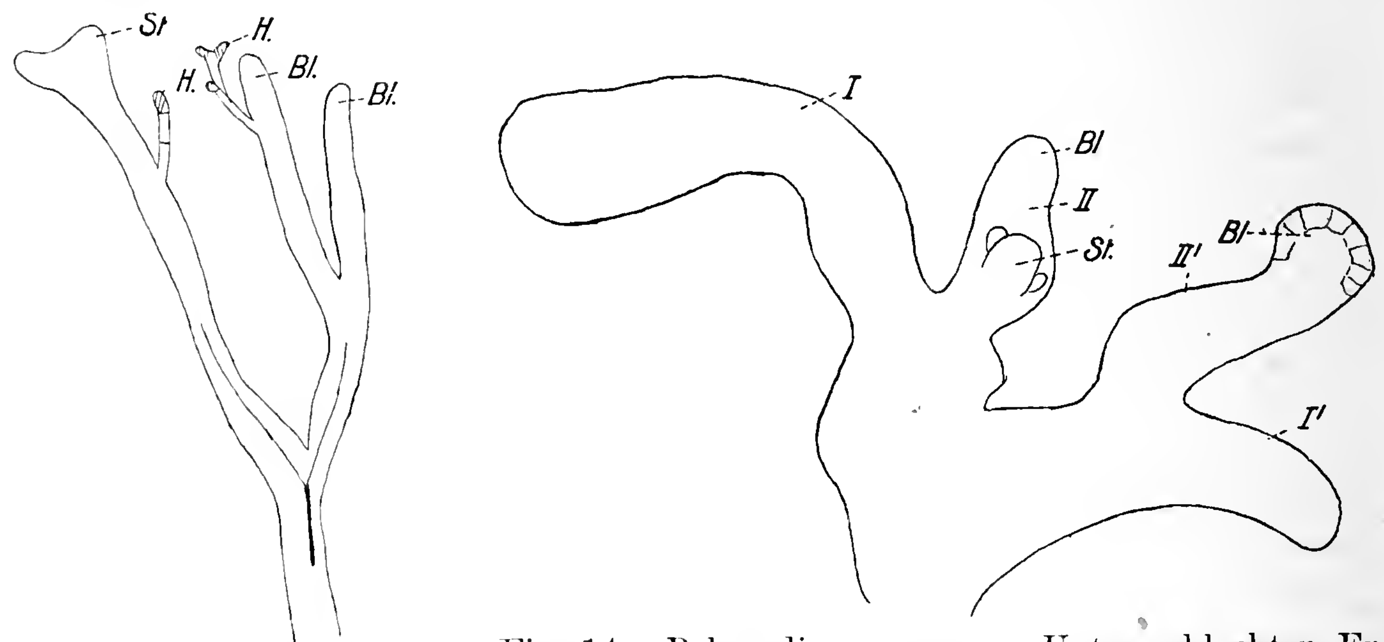


Fig. 13. Polypodium aureum. Verzweigter prothalloider Auswuchs auf einem Primärblatt. *Bl* blattartige Auswüchse, *St* Stammscheitel, *H* Haare.

Fig. 14. Polypodium aureum. Unter schlechten Ernährungsverhältnissen (unter Wasser) gewachsener prothalloider Auswuchs. Die Verzweigungen *I* und I^1 sind an der Spitze abgestorben. *II* und II^1 sekundäre Verzweigungen mit an der Spitze *Bl* blattartigem Charakter, *St* junge Stammknospe.

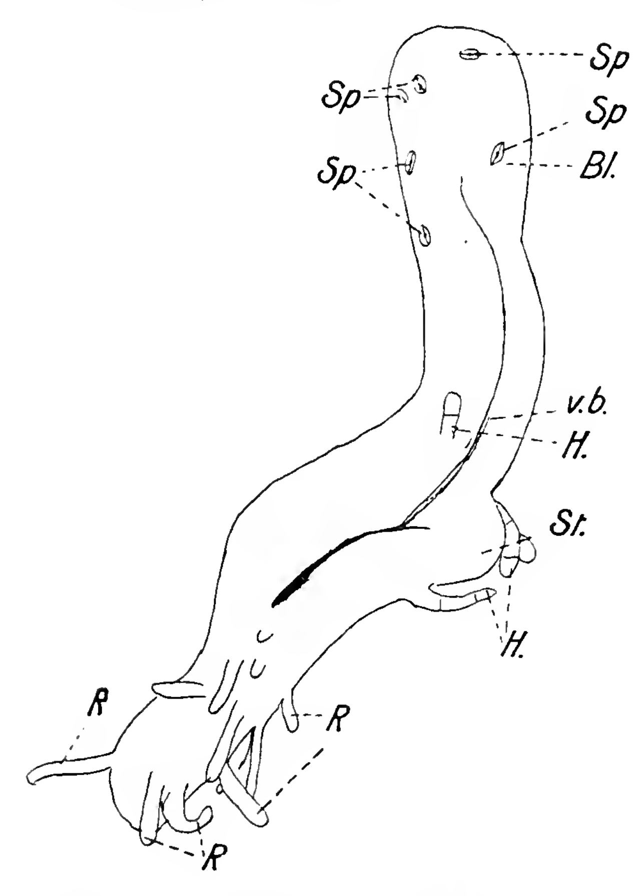


Fig. 15. Polypodium aureum. Prothalloider Auswuchs, unter Wasser kultiviert. *Bl* blattartige Spitze mit *Sp* Spaltöffnung, *St* Stammscheitel, *H* Haare, *R* Rhizoiden, *V.b.* Gefäßbündel.

Von großem Interesse war fernerhin das Verhalten eines solchen verzweigten Auswuchses, der unter schlechten Ernährungsverhältnissen (Kultur unter Wasser) gehalten wurde (Fig. 14). Dieser begann schon ziemlich früh mit der Verzweigung. Als dann die primären Lappen *I* und I^1 anfingen abzusterben, bildeten sich an ihnen wieder sekundäre Lappen *II* und II^1 aus, die in ihren Zellteilungen einen deutlichen Blattcharakter zeigten. An einem solchen Lappen *II* trat dann auch die Stammknospe *St* auf. Ein anderer unter Wasser gewachsener Auswuchs (Fig. 15) zeigte allerdings einen viel früher auftretenden Stammscheitel. Es waren bei dieser Pflanze, die vom Mutterblatt losgelöst war, auch Rhizoiden aufgetreten. Das

Leitbündel zeigt eine kleine Verästelung zum Stammscheitel hin. Am blattartigen Teil *B* habe ich die Spaltöffnungen eingezeichnet.

Polypodium lycopodioides L.

Auch auf den auf Torf kultivierten abgeschnittenen Primärblättern dieses Farnkrauts zeigten sich ähnliche prothalloide Bildungen wie bei Polypodium aureum. Die Fig. 16, 17 und 18 zeigen derartige Auswüchse. Bei Fig. 17 deuten die zahlreichen auf der Unterseite sich befindenden Spaltöffnungen auf ein Blatt hin, während Fig. 18 eine Mittelbildung darstellt. Der längliche Auswuchs, dessen Spitze im Absterben begriffen ist, ist prothalloid und einschichtig, während der untere Teil deutlich blattartigen Charakter zeigt. Leider ist es nicht gelungen, diese Auswüchse weiter zu ziehen und andere ausgelegte Blätter zeigten keine Neigung neue Sprossungen zu bilden.

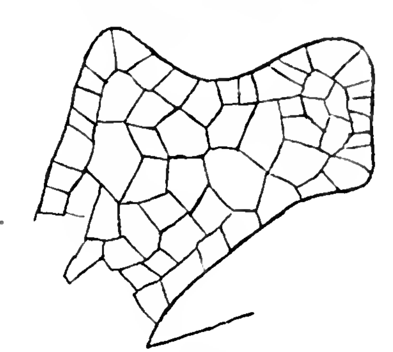


Fig. 16. Polypodium lycopodioides. Prothalloider Auswuchs auf einem Primärblatt.

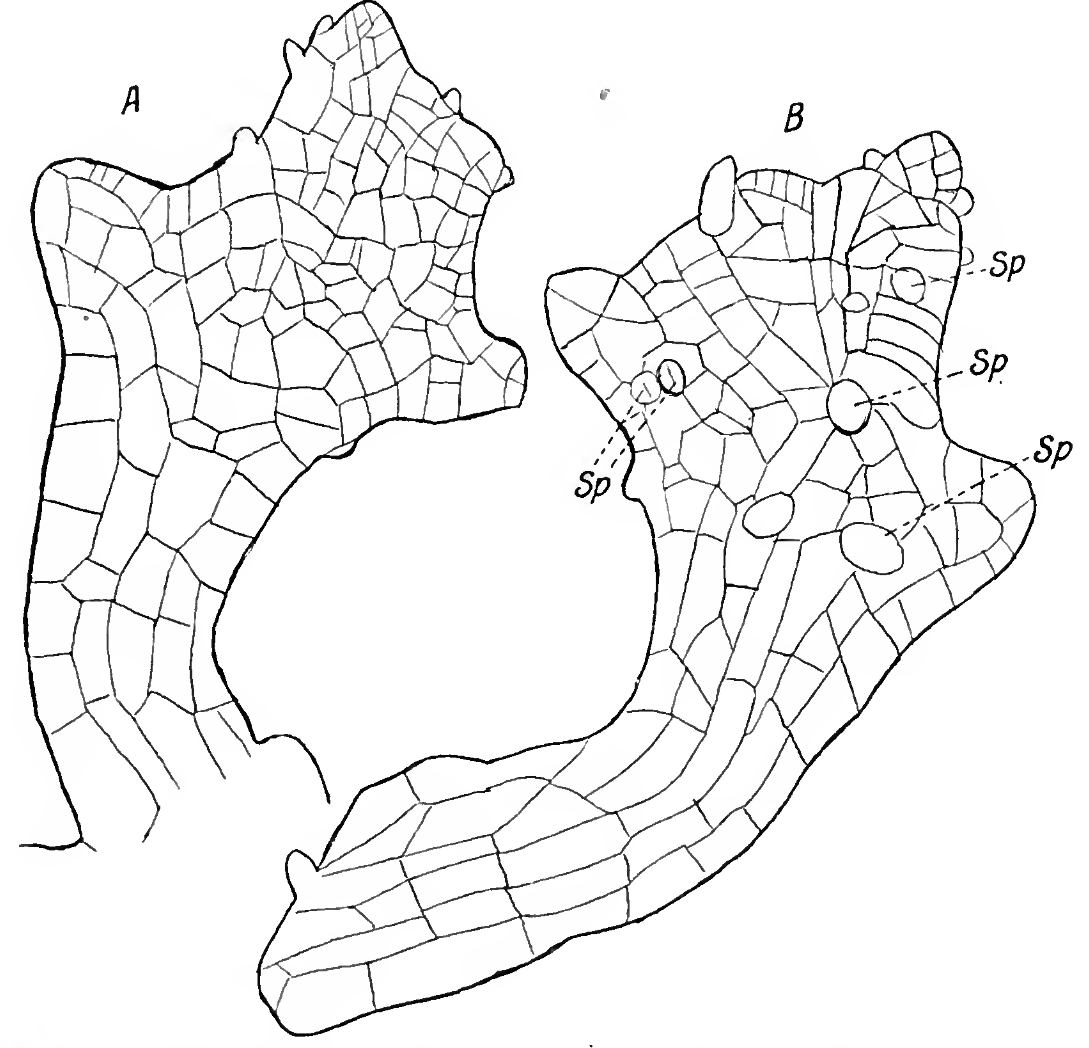


Fig. 17. Polypodium lycopodioides. Blattartiger Auswuchs auf einem Primärblatt. *A* von oben, *B* von unten, *Sp* Spaltöffnungen.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die frühesten aufgefundenen Stadien der Adventivknospen von Ceratopteris thalictroides zeigten zwei größere Zellen.

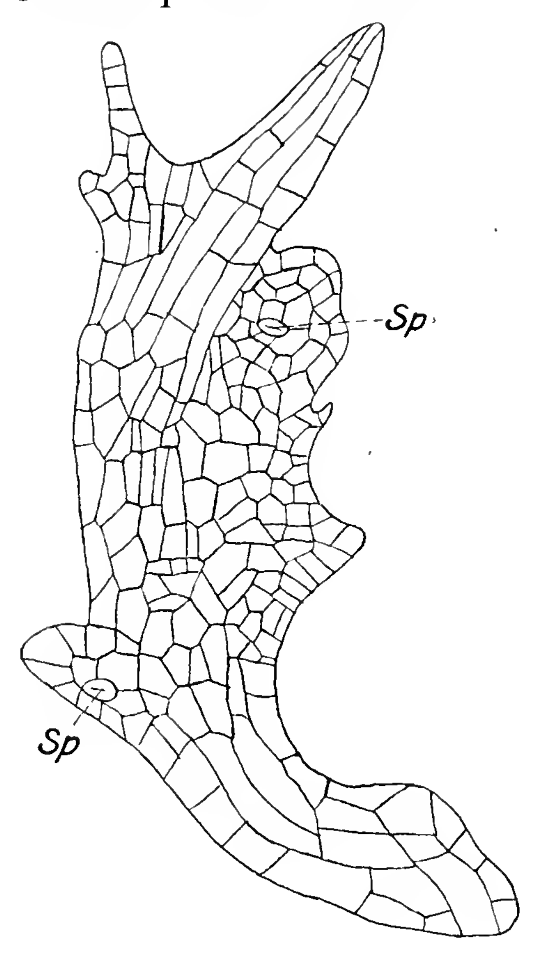


Fig. 18. Polypodium lycopodioides. Teils prothalloider, teils blattartiger Auswuchs auf einem Primärblatt.

2. Aus den späteren Teilungen dieser Zellen gehen eine zunächst unten abgestumpfte, später dreiseitig pyramidale Stammscheitelzelle und eine Blattscheitelzelle hervor.

3. Die Anlage des zweiten Blattes erfolgt in einem Segment der Stammscheitelzelle.

4. Die Entwicklung der Adventivknospen auf den folgenden Blättern scheint in ähnlicher Weise vor sich zu gehen.

5. Die Adventivknospen auf den Primärblättern von Ceratopteris thalictroides keimen normaler Weise nicht.

6. Es gelingt sie zum Austreiben zu bringen: a) an abgeschnittenen Blättern, b) an Pflanzen, deren Stammscheitel abgeschnitten wurde, c) an Blättern, deren Gefäßbündel durchschnitten wurde.

7. An abgeschnittenen, auf Torf kultivierten Adventivknospen entwickeln sich Blätter von einfachem Bau (Reduktion der Gefäßbündel, Fehlen des Mesenchyms, kleine Anzahl von Spaltöffnungen).

8. Die von Goebel erhaltenen prothalloiden Auswüchse auf den Primärblättern von Polypodium aureum zeigen die Neigung sich zu verästeln. Die Lappen zeigen meist blattartigen Charakter. Auf einem dieser Lappen tritt gewöhnlich die Stammscheitelzelle auf.

9. Bei schlechter Ernährung (Kultur unter Wasser) gelang es mir, in einem Falle die Bildung der Stammscheitelzelle zurückzuhalten.

10. Bei Polypodium lycopodioides ist es ebenfalls gelungen, auf den Primärblättern Mittelbildungen zwischen Prothallien und blattartigen Auswüchsen zu erzeugen.

Beiträge zur Cytologie der Florideen.

Von **L. Kurssanow.**

(Mit Tafel II und III.)

Die Fragen nach dem Baue der Sexualorgane und dem Gang des Sexualaktes bei den Florideen stellen nicht nur an und für sich ein ganz bestimmtes Interesse dar, sondern deren Lösung könnte vielleicht auch eine große Bedeutung für das Verstehen der Verhältnisse zwischen den anderen Gruppen des Pflanzenreiches haben. Aber, obgleich dieser Frage eine bedeutende Anzahl von Arbeiten gewidmet ist, kam sie doch noch nicht zur endgültigen Entscheidung, da die Angaben der einzelnen Autoren sehr stark von einander abweichen.

Nachdem durch die Arbeiten, hauptsächlich von Bornet et Thuret (1867, 1878 und 1880) und Janczewski (1876), die äußere Seite des Geschlechtsprozesses bei den Rotalgen in hinreichendem Grade aufgeklärt wurde, war Schmitz (1883) der erste, der seine Aufmerksamkeit auch auf die innere Seite lenkte.

Die männlichen Geschlechtselemente — die Spermatien — beschreibt er als kleine farblose Zellen, die geformter Chromatophoren entbehren und jede je einen großen Zellkern besitzen.

Das weibliche Sexualorgan — das Karpogonium — ist nach Schmitz eine Zelle, die „aus ihrer Spitze eine Ausstülpung hervortreten läßt und sich in einen mehr oder minder langen haarartig dünnen oder keulenförmig verdickten, zuweilen an seiner Basis ein oder mehrmals spiralig gedrehten oder kolbig erweiterten Fortsatz, das Trichogyn verlängert" (pag. 11). „Zur Zeit der Befruchtungsreife umschließt das Karpogonium in seinem meist eiförmig gestaltetem Bauchteile sehr reichliches Protoplasma mit einem großen deutlichen Zellkern. Zuweilen sind auch in diesem Protoplasma wohl ausgebildete, mehr oder minder intensiv gefärbte Chromatophoren eingelagert (Nemalion, Helminthocladia, Batrachospermum), in anderen Fällen aber ist das Protoplasma des Karpogoniums vollständig hyalin. Das Trichogyn ist von farblosem Protoplasma erfüllt, das einzelne größere oder kleinere glänzende Körnchen, die sich Färbungsmitteln gegenüber analog, wie die Chromatinkörnchen, verhalten, in wechselnder Anzahl und Verteilung umschließt" (pag. 12). Bezüglich der Natur dieser Körnchen spricht Schmitz die Voraussetzung aus, daß sie von dem Chromatin des Zellkerns abstammen. Er sagt, daß sie vielleicht mit dem Kern des Rich-

tungskörpers, der bei der Befruchtung im Tierreiche und, wie er dachte, auch im Pflanzenreiche zu beobachten ist, in naher Beziehung stehen.

Nachdem die Spermatien mit dem Trichogyn des befruchtungsreifen Karpogoniums in Berührung kommen und in bekannter Weise sich mit Membran umgeben, werden die Wände an der Berührungsstelle aufgelöst und so stellt sich eine offene Kommunikation zwischen beiden Organen fest. „In den nächsten Entwicklungsstadien ist dann der Zellkern des Spermatiums von seiner früheren Stelle verschwunden und nirgends mehr im Innern der Kopulationszelle aufzufinden, im Bauchteile des Karpogoniums aber liegt nach wie vor ein einzelner Zellkern" (pag. 12). Der Moment der Befruchtung also — die Verschmelzung der Zellkerne — wurde von Schmitz nicht gesehen, aber nach der Analogie mit allem, was man betreffs des Sexualaktes überhaupt versteht, konnte man mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, „daß der Zellkern des Spermatiums durch das Trichogyn hindurch in den Bauchteil des Karpogoniums hinüber wandert und sich hier mit dem Zellkern des Karpogoniums verschmilzt" (S. 13).

Ebenso wie Schmitz beschreibt und bildet auch Guignard 1898 in seiner Arbeit über den Bau der männlichen Sexualelemente bei verschiedenen Gruppen des Pflanzenreiches die Spermatien als kleine einkernige Zellen ab.

Im Jahre 1894 erschien die Arbeit Wille's über Nemalion multifidum I. Ag. Hier gelang es dem Autor zuerst den Weg des Spermatiumkerns durch das Trichogyn bis zum Bauchteil zu verfolgen und dort gerade den Moment des Sexualaktes — die Verschmelzung des weiblichen und des männlichen Kerns — zu beobachten. Was den Bau der Sexualorgane anbetrifft, bestätigt hier der Autor im allgemeinen die Angaben von Schmitz, nur von jenen Körnchen im Trichogyn, welche Schmitz für Chromatinkörnchen hielt, spricht er nicht. In jedem Falle hält Wille das Karpogonium für eine einkernige Bildung und das Trichogyn bloß für dessen Auswuchs.

Ganz anders denkt Davis. In seiner Arbeit über den Sexualprozeß bei Batrachospermum (1896) beschreibt er das Trichogyn und den Bauchteil des Karpogoniums wie zwei selbständige Zellen, jede mit einem eigenen Zellkern und Chromatophor versehen. Die Spermatien kleben sich an das Trichogyn an, aber die eigentliche Befruchtung — die Vereinigung des ♀ und des ♂ Zellkerns — findet nicht statt, obgleich die Wirkung des Spermatiums für die Entwicklung des Sporophyts durchaus nötig ist. Der Kern des Spermatiums geht sogar gewöhnlich nicht in das Trichogyn, selbstredend auch nicht in den

Bauchteil. „The exciting cause of the process of fertilisation is the cytoplasmic fusion of one antherozoid with the contents of trichogyne“ (pag. 70).

Nach solch einer „Befruchtung“ fängt der Bauchteil des Karpogoniums an sich weiter zu entwickeln und das Trichogyn stirbt nach und nach ab, wobei sein eigener Kern und die Kerne der Spermatien sich fragmentieren und zuletzt ganz verschwinden.

Die folgende Arbeit, in chronologischer Reihenfolge, welche unsere Frage anbetrifft, war die bekannte große Arbeit von Oltmanns (1898). In dieser, wie bekannt, ist hauptsächlich eine andere Frage diskutiert, die Frage über die sogenannte zweite Schmitz'sche Befruchtung; aber unterwegs gibt der Autor eine Reihe wertvoller Anzeigen auch über unsere Frage. Hier werden auf ganzer Formenreihe die Angaben Wille's über Nemalion bestätigt.

Das Karpogon enthält nur einen Zellkern, der im Bauchteile liegt (bei Dudresnaia purpurifera im befruchtungsreifen Karpogon erhebt sich der Kern bis zur Mitte des Trichogyns, später aber nach der Befruchtung sinkt er wieder bis zum Bauchteile herunter).

Das Spermatium ist auch einkernig. Der Sexualakt ist ganz normal, mit der Vereinigung der ♀ und ♂ Kerne. Bei Gloeosiphonia capillaris und Dasya elegans wurde auch die Kernverschmelzung im Bauchteile des Karpogons beobachtet.

Jene chromatinähnlichen Körnchen im Trichogyn, welche Schmitz beschreibt, wurden auch von Oltmanns bei Gloeosiphonia capillaris beobachtet, obwohl weit nicht immer. „In anderen gleichgestalteten Trichogynen fehlten diese Körperchen, und so muß ich sie vorläufig um so mehr für Gebilde aussprechen, die mit Kernen nichts wesentliches zu tun haben, da ich auch ihre Entstehung nicht verfolgen konnte (pag. 110).

Ein Jahr nach dem Oltmanns'schen Werke erschien die Arbeit von Schmidle (1899) über Batrachospermum Bohneri Schmidle. Hier wird das Karpogon im Gegenteil zu Davis wieder als eine einkernige Bildung beschrieben. Das Trichogyn enthält keinen eigenen Kern, obgleich es mit dem Chromatophor versehen ist; der Zellkern des Karpogons liegt im Bauchteile.

Besonders interessant sind nach der Beschreibung Schmidle's die Spermatien. Solange sie sich im Antheridium befinden, sind sie einkernig, aber nach außen gekommen werden sie zweikernig (die Teilung des Zellkerns des Spermatiums hat der Autor nicht beobachtet) und in solch einem Zustande kleben sie sich an das Trichogyn an. Auf solche

Art und Weise kann eine ganze Anzahl von Spermatien (bis zehn, auch mehr) mit dem Trichogyn in Berührung kommen und viele von ihnen können an der Kopulation teilnehmen, indem ihre Kerne in das Trichogyn übertreten; nur einer aber von ihnen dringt weiter in den Bauchteil des Karpogons durch und vereinigt sich dort mit dem weiblichen Zellkern.

Die folgende Arbeit von Osterhout (1900), auch über Batrachospermum (B. baryanum Sirodot), die mit sehr deutlichen, von Mikrotomschnitten aufgenommenen Zeichnungen versehen ist, bestätigt in allem Wille und Oltmanns. Nur der Bauchteil des Karpogons enthält einen Zellkern; das Trichogyn aber hat keinen. Die Spermatien sind einkernig. Es gibt einen normalen Sexualakt mit der Verschmelzung der ♀ und ♂ Kerne. Die Bilder von Osterhout sind so deutlich und überzeugend, daß sie entschieden keinen Zweifel erregen können, so daß man die Frage von dem Gang des Sexualaktes, wenigstens für B. baryanum Sirodot, für definitiv entschieden rechnen kann.

Diese oben erwähnten Angaben von Wille, Oltmanns und Osterhout konnte man für gemeingültig halten; sie stehen in Lehrbüchern, auch in dem bekannten Handbuch von Oltmanns. In der letzten Zeit aber erschienen die Arbeiten erst von Wolfe (1904) und dann von Yamanouchi (1906), welche zu ganz anderen Resultaten kamen.

Die Arbeit Wolfe's, die zum Teil unter der Leitung von Davis ausgeführt wurde, betrifft Nemalion multifidum — die Form, die schon von Wille untersucht wurde, aber seine Angaben sind von denen Wille's sehr abweichend. Infolge der Teilung des einen ursprünglichen Kerns des Karpogons erscheinen in ihm auf einem ziemlich frühem Entwicklungsstadium zwei Zellkerne (den Teilungsvorgang hat Wolfe nicht beobachtet). Einer von diesen Kernen bleibt im Bauchteile des Karpogons liegen und funktioniert später wie der Eikern, der andere aber geht in das wachsende Trichogyn über, fängt da aber bald sich zu fragmentieren an und zur Zeit der Befruchtungsreife löst er sich vollständig auf. Also erweist es sich, daß das Trichogyn auf einem bestimmten Entwicklungsstadium mit seinem eigenen Kern versehen ist und man kann es vielleicht für eine ganze Zelle, die nur von der unter ihr liegenden nicht mit einer Schweidewand abgesondert ist, halten. Das ist ausdrücklich die Meinung Wolfe's; er sieht hier einen Übergang zu den Laboulbeniaceae, wo wirklich schon die echte Wand zwischen dem Trichogyn und der Eizelle gebildet ist.

Die Spermatien verlassen nach Wolfe Antheridien wie einkernige Zellen und in solcher Form kleben sie sich in Ein- oder Mehrzahl an

das Trichogyn an. Hier aber teilt sich der Kern des Spermatiums karyokinetisch in zwei, und nur einer von diesen dringt durch das Trichogyn hindurch in den Bauchteil und vereinigt sich dort mit dem weiblichen Kern. Die nachgebliebenen Spermakerne fragmentieren sich und verschwinden zuletzt entweder in den Spermatien oder auch schon in dem Trichogyn.

Die letzte Arbeit, weiche unsere Frage anbetrifft, ist diejenige von Yamanouchi (1906) über Polysiphonia violacea. Ebenso wie Wolfe's Arbeit ist sie zum Teil unter Leitung von Davis ausgeführt. Mit den Hilfsmitteln der modernen Mikrotomtechnik gemacht und mit zahlreichen sehr deutlichen Bildern versehen kommt die Arbeit in bezug unserer Frage zu folgenden Resultaten. Auf einem frühen Entwicklungsstadium teilt sich der Karpogonkern karyokinetisch in zwei (der Teilungsvorgang wurde nicht mit voller Deutlichkeit beobachtet, s. Fig. 100, Yamanouchi's 1907). Ein Kern geht in das Trichogyn über und der andere bleibt in dem Bauchteile.

Die Spermatien sind einkernig und so bleiben sie die ganze Zeit. Der Sexualakt vollzieht sich in solcher Weise, daß der Kern des Spermatiums in das Trichogyn dringt, und dessen Kern vorübergehend, geht weiter in den Bauchteil und verschmilzt sich da mit dem Eikern.

Aus dieser Übersicht der Literatur sieht man, welche Meinungsdifferenzen hier bei verschiedenen Autoren, und zum Teil über verschiedene Objekte, herrschen. Man kann sagen, daß hier fast alle a priori mögliche Meinungen dargestellt sind. In Wirklichkeit behaupten die einigen, daß die Florideae keinen echten Sexualakt mit der Verschmelzung der Kerne haben (Davis); andere aber sagen, daß es hier einen normalen Sexualakt gibt (alle anderen Autoren); einige meinen, daß das Karpogon eine einkernige Bildung ist und das Trichogyn keinen eigenen Kern hat (Wille, Oltmanns, Schmidle, Osterhout und zum Teil auch Schmitz[1]); andere behaupten aber, daß das Trichogyn mit seinem eigenen Kern versehen, und daß das ganze Karpogon also eine zweikernige (ja sogar zweizellige) Bildung ist (Davis und seine Schüler, Wolfe und Yamanouchi). Zuletzt behaupten einige, die Spermatien seien einkernig (Schmitz, Wille, Davis, Oltmanns, Guignard, Osterhout, Yamanouchi), andere aber, daß sie zweikernig sind (Schmidle und Wolfe). Bei solchen Meinungsverschiedenheiten

1) Dies Chromatinkörnchen im Trichogyn hält Schmitz für Derivate des Kerns des Richtungskörpers, nicht aber des Trichogynkerns. Das ist gar nicht wesentlich, daß sie im Trichogyn liegen; dieses ist bloß ein Auswuchs des Bauchteils, aber keine ganze Zelle, mit einem eigenen Kern versehen.

denke ich, daß man das Erscheinen einer neuen Arbeit in diesem Gebiete in keinem Falle für überflüssig zählen kann. Obwohl die letzte Arbeit — Yamanouchi's — mit so deutlichen und ausführlichen Zeichnungen versehen ist, daß Oltmanns in seinem Referat darüber (Bot. Zt. 1907, II. Abt. Nr. 12), dessen Angaben über die Zweikernigkeit des Karpogons für unzweifelhaft und diese Seite der Frage also für gänzlich entschieden hält; doch ist hier, wie ich meine, auch eine andere Meinung möglich. Mir z. B. scheinen die Bilder Yamanouchi's ziemlich schematisiert zu sein. In jedem Falle, indem ich die Glaubwürdigkeit der Angaben von Yamanouchi über die Polyphonia violacea gar nicht bestreiten will, meine ich, die neue Nachforschung der Frage, besonders bei anderen Objekten, sei in keinem Falle überflüssig, schon um zu sehen, ob seine Angaben eine universale Bedeutung haben, oder bei anderen Gruppen der Rotalgen die Sache anders sich verhält.

Auf diese Weise untersuchte ich Helminthora divaricata und Nemalion lubricum, zwei Vertreter der Familie Helminthocladiaceae, der einfachsten nach der Entwicklungsgeschichte zwischen anderen Florideen-, und die erhaltenen Resultate stehen nicht ganz mit den Angaben von Yamanouchi in Übereinstimmung.

Das Material wurde von mir zum Teil auf Klippen von Helgoland (Helminthora und Helminthocladia) und zum Teil auf den Felsen beim Georgkloster in der Krim (Nemalion) gesammelt. Als Fixierungsmittel benutzte ich entweder Jodmeerwasser oder besonders von Rath'sche Lösung zehnmal mit Seewasser verdünnt. Das Material war entweder direkt aus dem Meere oder lebend von der Exkursion mitgebracht im Laboratorium fixiert. Als Färbungsmittel benutzte ich hauptsächlich Hämatoxylin, entweder Heidenhain's Eisenhämatoxylin oder auch Delafield'sche und Kleinberg'sche Lösung, die letzten in sehr starker Verdünnung (2—4 Tropfen auf 500 ccm Leitungswasser); dabei dauerte die Färbung bei Zimmertemperatur 24 Stunden und unter Umständen auch mehr. Zuweilen wurde auch Pikrokarmin benutzt. Das Material wurde in recht beträchtlichen Portionen gefärbt und nach Entfärbung — wenn Entfärbung überhaupt nötig war — in eine offene Schale mit 10 %iger Glyzerinlösung hineingelegt. Die Schale wurde auf den Thermostat (Temp. = 40°) gestellt, und nach einem Tage (zuweilen auch am dritten Tage) verdickte sich das Glyzerin bis zur Konsistenz des dickflüssigen Syrups. In dieser Flüssigkeit wurden auch die Präparate untersucht. Aus dem Material, das mit der verdünnten Kleinberg-schen oder Delafield'schen Hämatoxylinlösung gefärbt wurde, wurden einfach Quetschpräparate gemacht, wobei dank der Anwesenheit der

Gallerte die einzelnen Zweige sich sehr regelmäßig, gar nicht einander zudeckend, verteilten. Bei Benutzung der Eisenhämatoxylinmethode aber wurde die Gallerte ausgelöst, und dadurch gelangen keine guten Quetschpräparate. Solch ein Material war vorläufig nötig sorgfältig mit den Nadeln auseinander zu zupfen. Zur Untersuchung des Chromotophorbau wurden außerdem Mikrotomschnitte und die Färbung mit verschiedenen Anilinfarben benutzt.

Helminthora divaricata I. Ag.

Diese Form ist besonders bequem für das Untersuchen der Entwicklungsgeschichte der Karpogone. Die Karpogonäste entstehen hier in streng akropetaler Anordnung, — nämlich so, daß man in bestimmter Entfernung von der Spitze irgend welchen Zweiges des gallertigen Thallus gerade das gewünschte Entwicklungsstadium finden kann (ungefähr in der Entfernung 1—2 mm von der Spitze befinden sich befruchtungsreife Karpogone). Der junge Karpogonast fängt als eine kleine halbkugelige Zelle an, die seitlich auf einer gewöhnlichen vegetativen Zelle sitzt (Fig. 1). Das geschieht ganz bei der Spitze des Thallus, wo alle Zellen embryonalen Charakter haben und noch kein gut differenziertes Chromatophor besitzen, und obgleich die Zellen des Karpogonastes bei folgender Entwicklung stark wachsen, bleiben sie doch so ohne gut differenzierte Chromatophore. Die Initialzelle des Karpogonastes teilt sich in zwei Teile; später folgen noch zwei Teilungen, indem immer nur die obere Zelle sich teilt (Fig. 2, 3 und 4), wie das auch Wolfe bei Nemalion ganz richtig bemerkt. Das Resultat dieser Teilungen ist, daß sich ein vierzelliger, ja auch ein drei- oder fünfzelliger Karpogonast bildet; die zwei letzteren sind aber seltene Ausnahmen. Dann fängt die obere kuppelförmige Zelle an zu wachsen; ihre Wand wird auf dem oberen freien Ende dünner (Fig. 5) und dann bildet sich auf dieser Stelle eine Ausstülpung (Fig. 6), welche später zu einem langen Trichogyn wächst. Also formiert sich das Karpogon. Zu gleicher Zeit wachsen auch die anderen Zellen, besonders aber jene, die den ganzen Karpogonast trägt; sie verwandelt sich zuletzt in eine große blasenförmige Zelle mit großer Vakuole, die fast den ganzen Zellraum einnimmt, und dem Zellkern, der in der oberen Ecke der Zelle in dicker Anhäufung des wandständigen Protoplasmas liegt.

Auf sehr jungen Stadien scheint das Protoplasma des Karpogons (wie auch der übrigen Zellen des Karpogonastes) sehr dick und homogen zu sein; bei weiterer Entwicklung aber wird es dünner, und auf dem Stadium, das ungefähr der Fig. 6 entspricht, erscheint drinnen ein

ziemlich großes rundes Körperchen, das gewöhnlich über dem Zellkern liegt. Zuerst ist es schwer zu bemerken, später aber wird es deutlicher, und man kann es während des ganzen folgenden Lebens des Karpogons leicht beobachten. Zuweilen, besonders auf älteren Stadien, scheint dieses Körperchen nicht als eine solide Bildung, sondern leer oder ringförmig zu sein (Fig. 9a). In bezug zu den Reagentien ist dieses Körperchen wegen seiner Unempfindlichkeit gekennzeichnet. J und ClZnJ färben sie in eine gelbliche Farbe nur etwas stärker als das Protoplasma. 5 % KOH wirkt auf sie sehr schwach, so daß, wenn Nukleoli schon ganz aufgelöst und das Protoplasma ganz abgeklärt ist, sie sich nur sehr schwach verändern usw. Hämatoxylin von Delafield oder Kleinberger färbt sie sehr schwach; Eisenhämatoxylin dagegen färbt sie ebenso wie auch Nukleoli sehr intensiv. Diese Körperchen stellen nichts anderes, als stark reduzierte Chromotophoren dar. Auf den allerjüngsten Stadien sind sie nicht im Karpogon bemerkbar, hauptsächlich dadurch, daß sie noch nicht eine genügend dichte Konsistenz haben (auch nach ihrem Erscheinen werden sie zuerst nur allmählich deutlicher). Gewöhnlich sieht man nur ein solches Chromatophor im Karpogon, zuweilen aber zwei und auch mehr (Fig. 8).

Der Zellkern des Karpogons nimmt die ganze Zeit bis zur vollen Reife dessen untersten Teil ein. Er ist verhältnismäßig groß mit einem großen Kernkörperchen. Die Kernhöhle selbst scheint fast ganz leer zu sein, da das Kerngerüst ungemein schwach ausgebildet ist. Das ganze Chromatin scheint in den Kernkörperchen konzentriert zu sein.

Das größte Interesse stellt natürlich die Frage von der Zahl der Kerne im Karpogon dar und auf diese muß ich antworten, daß auf keinem Entwicklungsstadium des Karpogons das Trichogyn seinen eigenen Kern hat und das ganze Karpogon also immer einkernig ist. In dieser Beziehung stimmen meine Angaben mit denen von Davis und seiner Schüler Wolfe und Yamanouchi nicht überein. Ich sehe vollkommen ein, daß die negativen Angaben caeteris paribus eine viel weniger beweisende Kraft als die positiven haben. Aber ich habe Tausende von Karpogonen durchgesehen, ihre Entwicklungsgeschichte in ausführlichster Weise Schritt für Schritt verfolgt, wobei aber kein einziges Mal, weder eine Zweikernigkeit noch eine Spur der Teilung des ursprünglichen Karpogonkernes beobachtet wurde. Stets konnte man die Einkernigkeit der Karpogone konstatieren. Obwohl zuweilen sich die Karpogone trafen, die beim ersten Blicke zweikernig zu sein schienen, aber die sorgfältigere Untersuchung zeigte, daß hier überall

die Sache unzweifelhaft bloß von einer Verwechslung mit dem Chromatophor abhängt.

Wie gesagt sind die Chromatophore bei mäßiger Entfärbung ebenso wie Nukleoli mit Eisenhämatoxylin gefärbt, und aus diesem Grunde sind Mißverständnisse möglich. Diesem kann noch jener Umstand zugunsten sein, daß dabei (bei Eisenhämatoxylinfärbung) die Kernwand sich gar nicht färbt und schwer zu unterscheiden ist; die Chromatophoren aber ihrerseits sind von hellerem Protoplasma umgeben, so daß sich ein heller Hof bildet, der an die Kernhöhle erinnert. In Fig. 8 kann man auch drei solche quasi-Kerne im Karpogon sehen, aber eine sorgfältige Untersuchung zeigt unzweifelhaft, daß nur der untere Körper der eigentliche Kern ist. Die zwei oberen sind Chromatophoren. Indem man Quetschpräparate macht, ereignet es sich zuweilen, daß einige Karpogone sich zu stark drücken, so daß ein Teil des Inhaltes in das Trichogyn hineingequetscht erscheint. Dieses (Trichogyn) bläst sich dabei am Ende, wo die Membran dünner ist, etwas auf. In solcher Weise wird zuweilen auch der Zellkern selbst in das Trichogyn hineingequetscht, dabei deformiert. er sich stark. Das kann auch mit dem Chromatophor geschehen, das dabei als ein Zellkern im Trichogyn zu sein scheinen kann. Wenn im Karpogon, das auf Fig. 9 abgebildet ist, nur das obere Chromatophor in das Trichogyn hineingedrückt wäre (ungefähr solch ein Fall wurde in Wirklichkeit beobachtet), so würde der Eindruck eines Kerns im Trichogyn (Chromatophor) und des zweiten großen Kerns im Bauchteile erhalten worden sein (wirklicher Zellkern). Was das unten liegende Chromatophor anbetrifft, so könnte man es, da es an einer weiten Stelle des Karpogons ganz unverändert liegt, ohne Mühe als das Chromatophor erkennen. In solcher Weise könnte das Bild erhalten sein, das an einige Figuren Wolfe's bei Nemalion multifidum (Fig. 4 und 5 Wolfe) erinnert.

Also liegt hier, wie es scheint, die mögliche Quelle der Fehler; sie sind hier übrigens nicht schwer zu offenbaren, weil alle Elemente bei Helminthora verhältnismäßig groß und gut ausgebildet sind, in anderen Fällen aber könnten solche Fehler sehr leicht vorkommen.

Beim Erreichen der völligen Reife des Karpogons wechseln gewöhnlich sein Kern und das Chromatophor ihre Plätze: der Kern hebt sich etwas nach oben und das Chromatophor senkt sich nach unten. Also hat zur Zeit der Befruchtung das Karpogon folgendes Aussehen (Fig. 10): unten im Bauchteile liegt ein rundes Körperchen (reduziertes Chromatophor); höher befindet sich ein recht großer (8 μ im Durch-

messer) Zellkern mit einem großen Kernkörperchen und ohne deutliches Kerngerüst. Das Trichogyn ist gerade[1]) und durch eine Länge gekennzeichnet (150—250 μ lang). Da seine Wände bei der Basis ziemlich verdickt sind, so ist dadurch die Höhlung hier viel enger. Auf der obersten Spitze des Trichogyns ist die Wand aber im Gegenteil sehr dünn, und es ist an dieser Stelle zuweilen etwas keulenförmig angeschwollen. Das Protoplasma des Trichogyns ist gewöhnlich stark vakuolisiert, indem die Vakuolen sich sehr oft nacheinander wie in der Jamin'schen Kette ordnen. Wenn in solchem Falle die Protoplasmaschichten zwischen den einzelnen Vakuolen nicht dick sind, so koagulieren sie beim Fixieren in ziemlich dichte Massen und das ganze Trichogyn nimmt dabei ein gliederartiges Aussehen an (vgl. Fig. 1, T. v. Oltmanns 1898 Gloeosiphonia). Bisweilen bemerkt man im Trichogyn einige Körnchen, die sich intensiv mit Eisenhämatoxylin färben (Fig. 11) und an die Schmitz'schen chromatinähnlichen Körperchen erinnern. Ich konnte nicht die Natur dieser Körperchen bestimmen. In jedem Falle stehen sie in keiner Beziehung zu dem Zellkern. Sie sind überhaupt keine beständige Bildung; in anderen gleichgestalteten Trichogynen ist keine Spur von diesen Körperchen zu finden, und solche sind in weit überwiegender Mehrzahl; weiter gibt es keine Spur vom Übergang von diesen Körperchen zu etwas mehr bestimmt organisiertem, das, wenn auch in entfernter Weise, dem Bau nach dem Zellkerne ähnlich wäre. Es bleibt also nur die Fähigkeit, mit Eisenhämatoxylin zu färben übrig; aber das ist ein zu schwacher Beweis. Ganz ähnlich färben sich auch die Poren zwischen den Zellen wie auch die Körnchen, die gewöhnlich bei der Basis des Karpogons an die Poren anliegen; diese Körperchen aber haben gewiß nichts mit dem Chromatin zu tun; wie es scheint, sind sie bloß Reservestoffe.

Die männlichen Sexualelemente sind in meinem Material bei Helminthora divaricata ständig auf spezielle männliche Exemplare beschränkt. Von der Möglichkeit solcher Diözie spricht auch Thuret (Etudes phycologiques, 1878), aber wie von einer Ausnahme. In meinem Materiale, das auf Klippen von Helgoland gesammelt war, ist das die Regel. Das äußere Aussehen der Antheridienstände ist vorzüglich bei Thuret (1878) dargestellt. Betreffs der Details des Baues gibt meine Fig. 12 einige Belege. Hier sieht man, wie mehrere Antheridien an einer

---

1) Thuret (Études phycologiques, Tome XXII, Fig. 7) bildet das Karpegon mit einem spiralig gedrehtem Trichogyn. In meinem Material war dieses aber kein einziges Mal zu beobachten. Augenscheinlich ist dieses eine sehr seltene Erscheinung.

Fußzelle sitzen. Die Spermatien selbst sind ziemlich klein (ungefähr 4 μ im Durchmesser); ihr Protoplasma ist ganz klar und ich konnte nicht in ihnen irgend welche Spur des Chromatophors konstatieren. Der Zellkern des Spermatiums hat ungefähr 1,5—2 μ im Durchmesser; er färbt sich ganz mit Hämatoxylin sehr intensiv, aber bei gut gelungener Färbung kann man in ihm auch ein Kernkörperchen unterscheiden.

Nach dem Austritt aus den Antheridien entbehren die Spermatien die Membran, sind aber mit einem gallertigen Juvolucrum umgeben, das bei kleinem Diaphragma deutlich wie ein abstehender Umriß zu bemerken ist. In solcher Form klebt sich das Spermatium an das Trichogyn an (Fig. 11) und hier bekleidet es sich in bekannter Weise mit einer Wand, indem das gallertige Juvolucrum unverändert bleibt (Fig. 14).

In meinem Material fand eine sehr reichliche „Bestäubung" des Trichogyns mit den Spermatien statt, so daß man öfters 10 oder mehr Spermatien auf einem Trichogyn sitzend sehen kann. Die Spermatien bleiben auch auf dem Trichogyn einkernig, und in solchem Zustande findet die Kopulation statt. Überhaupt kann man sagen, daß alle ♂ Kerne die Neigung haben, in das Trichogyn überzugehen, aber nur eins erreicht den Bauchteil, die übrigen bleiben im Trichogyn, wo nach einiger Zeit sie ihre Fähigkeit zum Färben verlieren und schließlich gänzlich verschwinden.

Die Einkernigkeit der Spermatien bei Helminthora divaricata halte ich für ganz unzweifelhaft. Abgesehen davon, daß niemals eine Teilung des Kerns, auch nicht zwei Kerne im Spermatium beobachtet wurden, obwohl eine große Menge von Karpogonen auf entsprechenden Stadien, namentlich mit Spermatien auf dem Trichogyn, beobachtet wurde, folgt das noch mit voller Sicherheit aus den Zahlverhältnissen der Kerne, die im Trichogyn übrig bleiben. Auf Fig. 15 ist das Trichogyn eines noch nicht befruchteten Karpogons gebildet; man bemerkt zwei Kerne und zwei Spermatien. Auf Fig. 16 ist aber das Trichogyn eines schon befruchteten Karpogons, bei dem der Bauchteil sich vom Trichogyn schon abgesondert hat; man sieht drei Spermatien und zwei Kerne — der dritte ist in den Bauchteil übergegangen und hat sich dort mit dem Eikern verschmolzen. Fig. 17 zeigt dasselbe.

Der Weg des befruchtenden männlichen Kerns durch das Trichogyn und die Verschmelzung mit dem weiblichen Kern wurde nicht mit voller Ausführlichkeit verfolgt.

Dieser Prozeß vollzieht sich schnell und es ist nicht leicht ihn zu ertappen. Ich denke aber nicht, daß es der Mühe lohnt, hier alle Stadien sehen zu wollen, da auch ohnehin das Wesen des Prozesses kaum einen gründlichen Zweifel erregen kann. Übrigens wurden einige Stadien gesehen (Fig. 18, 19, 20). Wie man sieht, senkt sich der Eikern im allerletzten Moment wieder nach unten, so daß die Kernverschmelzung, wie es scheint, schon unten im Bauchteile stattfindet.

Gleich nach dem Durchgang des ♂-Kerns in den Bauchteil wird die protoplasmatische Kommunikation mit dem Trichogyn unterbrochen, indem der protoplasmierte Strang in der Basis des Trichogyns zerreißt; dabei erhält das Protoplasma an dieser Stelle einen unregelmäßig eckigen Umriß (Fig. 18), später aber nimmt es das Aussehen einer Papille an, die sich bald mit einer Wand bekleidet (Fig. 21), wie das ganz richtig von Wille abgebildet und ausführlicher von Wolfe für Nemalion multifidum dargestellt ist. Wahrscheinlich bekleidet diese Wand das befruchtete Ei ganz herum, obgleich es nicht gelingt, sie im unteren Teile zu verfolgen.

Die befruchtete Eizelle teilt sich, wie bekannt, in zwei aufeinander liegende Zellen und nur die obere erreicht die weitere Entwicklung. Die äußere Seite der Entwicklung des Sporophyts ist genügsam in den beiliegenden Figuren 22—27 illustriert und braucht keine weitere Besprechung; man muß nur erwähnen, daß man dabei noch recht lange die eigene Haut des Karpogons und die Reste des Trichogyns oben sehen kann (Fig. 27). Die befruchtete Eizelle fängt gleich an, eine bestimmte Wirkung auf die näher liegenden vegetativen Zellen auszuüben, die sich darin äußert, daß sie einige Auswüchse bilden, die bald zu stark verzweigten Hüllfaden wachsen und schließlich das Sporophyt gänzlich verdecken (Fig. 28). Gewöhnlich sind es jene zwei Zellen, welche am oberen distalen Ende der den blasenförmigen Karpogonast tragenden Zelle sitzen, die in solcher Weise Hüllfäden bilden; aber das ist nicht immer der Fall. Wenn auch irgendeine andere Zelle dem Karpogon so nahe liegt, auch solche, die von einer ganz anderen Zellenreihe entsteht, so können auch aus dieser sich Hüllfäden entwickeln. Wie es scheint, scheidet das befruchtete Karpogon „Etwas" aus, das die benachbarten Zellen „reizt" und dieses „Etwas" pflanzt sich einfach durch das umgebende Medium fort.

Vom ersten Anfang der Entwicklung des Sporophyts überfüllen sich die unten liegenden Zellen des Karpogonastes mit Reservestoffen. Diese durchtränken zum Teil das Protoplasma, so daß es stark mit Hämatoxylin sich zu färben anfängt, zum Teil sind sie als geformte

Körperchen abgelagert. Im letzten Falle kommen in den Zellen zum Vorschein: zuerst die unregelmäßig verzweigten Stäbchen, die stark sich mit Hämatoxylin färben, danach fängt die Substanz dieser Stäbchen sich zuerst in leere und dann in solide Kugeln zu ziehen (Fig. 29.) Es ist interessant noch dabei ein starkes Erweitern der Poren zwischen den Zellen des Karpogonastes zu bezeichnen. Auf gelungenen Präparaten sieht man wie die Ströme des dunkleren, mit Reservestoffen überfüllten Protoplasmas von Pore zu Pore durch die Zellen fließen (Fig. 30). Wie es scheint, findet hier ein beträchtlicher Zufluß der Nährstoffe zu dem sich entwickelnden Sporophyt statt und geht hauptsächlich durch die Poren. Es ist interessant, daß in jener Zelle des Karpogonastes die unmittelbar unter dem Karpogon liegt — in der sog. Hypogyne — niemals eine große Ablagerung dieser Reservestoffe zu beobachten ist. Wahrscheinlich steht das damit in Zusammenhang, daß die Pore zwischen dieser Zelle und der oben vor ihr liegenden Tragzelle des Sporophyts sich besonders erweitert, dadurch werden die Reservestoffe hier nicht abgelagert gehen aber unmittelbar in die obenliegende Zelle über (Fig. 29 u. 30).

Um endlich mit Helminthora zu schließen, muß ich hier noch einige Abnormitäten erwähnen. Zuweilen bemerkt man die Verzweigung des Karpogonastes; die beiden Zweige können dabei vollkommen normale Karpogone tragen (Fig. 31). Solche Erscheinung ist bei Helminthora mit ihrem stark differierten Karpogonaste selten, viel öfters ist sie bei Nemalion (siehe darüber unten). Zuweilen ist auch die Verzweigung des Trichogyns zu beobachten (Fig. 32); dies wirkt nicht im geringsten auf die weitere Entwicklung des Karpogons ein.

Nemalion.

Bezglich des Baues der Sexualorgane kamen Wille und Wolfe bei dieser Gattung zu ganz verschiedenen Resultaten, deshalb wurde eine besondere Aufmerksamkeit darauf gerichtet. Leider stand das Material von derselben Art (Nemalion multifidum) nicht zu meiner Verfügung, dagegen hatte ich eine andere Art (Nemalion lubricum Duby). Aber das sind so nahestehende Formen, daß es kaum möglich ist, hier wesentliche Unterschiede zu erwarten.

Alle Elemente bei Nemalion lubricum sind kleiner und nicht so gut ausgebildet, überhaupt ist diese Art zum Untersuchen bei weitem nicht so günstig wie Helminthora. Im allgemeinen ist Nemalion im Vergleich mit Helminthora durch die Merkmale der niederen Organisation gekennzeichnet; dieses zeigt sich im Bau der Karpagonäste und

in der Reihenfolge ihres Erscheinens, auch in der Abwesenheit der Hüllfaden um das Sporophyt usw. Der Karpogonast stellt hier, ebenso wie auch bei Helminthora einen vierzelligen Zweig dar, dessen obere Zelle sich zu einem Karpogon umbildet. Die Zellen des Karpogonastes sind hier aber weniger hoch differenziert und haben nicht eine solch bestimmte Form, dabei sitzt der ganze Karpogonast auf der gewöhnlichen vegetativen Zelle, nicht aber auf solch einer blasenförmigen wie bei der vorhergehenden Art. Infolgedessen fällt die ganze Bildung hier nicht so in die Augen. Der niederen Differenzierung des Karpogonastes entsprechend, finden sich hier viel öfters auch solche Abnormitäten, von welchen oben bei Helminthora die Rede war und welche man durch einen vegetativen Wuchs und Verzweigung des Karpogonastes erklären kann (Fig. 33).

Die Entwicklung der Karpogonäste ist ganz derselben bei Helminthora ähnlich; sie kommen überhaupt ebenso in akropetaler Reihenfolge zum Vorschein, obgleich solch eine Regelmäßigkeit wie bei Helminthora nicht stattfindet. Nicht selten kann man auch recht weit (einige Millimeter) von der Spitze des Thallus, zwischen alten schon lange befruchteten, ja sogar zu Sporophyten entwickelten, ganz junge Karpogone finden. Solche Abweichung von der akropetalen Anordnung steht wahrscheinlich mit schwacher Verzweigung des ganzen Thallus bei Nemalion lubricum in Zusammenhang; infolgedessen gibt es zu wenig Spitzen, wo die Neubildung der Karpogone stattfinden könnte und sie „sind genötigt", auch ältere Stellen des Thallus zu benutzen.

Die Zellen des Karpogonastes haben je ein ziemlich reduziertes Chromatophor, das aber weit mehr als bei Heminthora entwickelt ist. Eigentlich gibt es hier nur den zentralen Teil des sternartigen Chromatophors mit dem Pyrenoid (s. darüber unten). Mit Eisenhämatoxylin färben sich diese Pyrenoiden sehr intensiv (Fig. 34). Ganz ebenso färben sich auch Nukleoli, und nur diese sind damit in den Kernen gefärbt, da sich hier kein deutliches Kerngerüst findet. Deshalb kann man hier beim ersten Anblick die Kerne mit Chromatophoren verwechseln und die Zellen des Karpogonastes für zweikernig halten. Aber bei einer sorgfältigeren Untersuchung ist es nicht sehr schwer, den Unterschied zu bemerken, da die Umrisse des Chromatophors nicht so scharf begrenzt sind, weil es hier nichts einer Kernwand ähnliches gibt; weiter, nur bei der Bearbeitung mit Eisenhämatoxylin färben sich die Pyrenoiden so intensiv mit Hämatoxylin, nach Delafield aber oder Kleinberg färben sie sich viel schwächer; dann ist jede Verwechslung mit dem Kern unmöglich. Eben solch ein Chromatophor, vielleicht noch

mehr reduziertes, befindet sich im Karpogon. Es liegt im Bauchteil über dem Zellkern und bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin gleicht es ihm zuweilen so, daß bestimmt nicht wenig Sorgfältigkeit nötig ist, um hier den Unterschied zu bemerken (Fig. 34, 35, 39). Indem man Quetschpräparate macht, kommt zuweilen hier wie auch bei Helminthora vor, daß ein Teil des Inhaltes des Bauchteils sich in das Trichogyn hinüberdrückt; wenn das auch mit dem Chromatophor stattfindet, so kann man das Bild wie auf Fig. 36 erhalten, das den Eindruck macht, als ob im Trichogyn sich ein eigener Kern befindet. Bei solchem Hinüberquetschen deformiert sich das Chromatophor so, daß es unmöglich ist, seine echte Natur unmittelbar zu bestimmen, nur einige Übergänge und Vergleichen mit den anderen Fällen erlauben die Sache zu erklären und diesen Körper im Trichogyn für das, was er in Wirklichkeit ist — für das Chromatophor zu erkennen. Aber solche Fälle des Hindurchdrückens des Chromatophors sind natürlich sehr selten, gewöhnlich ist das Trichogyn mit farblosem Protoplasma ohne jegliche Einschlüsse erfüllt. Bisweilen beobachtet man übrigens auch hier, wie auch bei Helminthora Körperchen, die an Schmitz'sche chromatinähnliche Körperchen erinnern (Fig. 34). Die Natur dieser Körperchen konnte ich auch hier nicht bestimmen; in jedem Falle sind sie kein wesentlicher Teil des Karpogons. Zuweilen fließt diese färbbare Substanz zu größeren unregelmäßigen Klumpen zusammen und dann bleibt kein Zweifel mehr, daß dieselbe nichts mit den Kernen zu tun hat.

Was die Kerngeschichte im Karpogon anbetrifft, so muß ich auch hier, wie auch bei Helminthora, seine Einkernigkeit konstatieren. Auf allen Entwicklungsstadien von den allerjüngsten bis zur völligen Reife ist das Karpogon einkernig; von Tausenden durchgesehenen Karpogonen wurde kein einziges Mal weder eine Teilung des ursprünglichen Kernes des Karpogons noch dessen Zweikernigkeit beobachtet. Wenn es zuweilen auch auf den ersten Blick etwas ähnlich erscheint, so hängt dieses ganz von den oben besprochenen Beschaffenheiten des Chromatophors, von seiner Ähnlichkeit mit dem Zellkern bei der Eisenhämatoxylinfärbung ab. Die abweichenden Angaben Wolfe's erkläre ich einerseits damit, daß er dem Färbungsvermögen zu viel Bedeutung gab, indem er jene Körperchen im Trichogyn fast nur dadurch für Kernderivate deutet, daß sie sich mit Eisenhämatoxylin färben; andererseits meine ich, daß er mit pathologisch verändertem Material arbeitete (s. darüber unten).

Das befruchtungsreife Karpogon bei Nemalion lubricum ist im allgemeinen sehr solchem bei Helminthora ähnlich, nur ist es beträcht-

lich kleiner. Das gerade Trichogyn ist mit farblosem Protoplasma, gewöhnlich ohne stark entwickelte Vakuolen, erfüllt. Solch ein gegliedertes Trichogyn, wie es auf Fig. 10 und 11 bei Helminthora abgebildet ist, wurde hier niemals beobachtet. Die Länge des Trichogyns ist gewöhnlich viel kürzer (60—80 μ), aber als Ausnahme begegnen sich so lange wie auch bei Helminthora (150 μ und mehr [Fig. 39]). Die Höhlung des Trichogyns ist bei der Basis infolge der Verdickung der Wände verengt. Der Bauchteil hat dieselbe Form wie auch bei Helminthora, aber in beträchtlich kleineren Dimensionen. In dessen unterem Teile liegt der Zellkern (ungefähr 4 μ im Durchmesser) mit dem Kernkörperchen und ohne merklich ausgebildetem Kerngerüst. Über dem Kern liegt das oben beschriebene Chromatophor. Jenes Steigen des Eikerns im reifen Karpogon, welche sich bei Helminthora findet, wird hier nicht beobachtet. Er bleibt also fast bis zum Moment der Vereinigung mit dem ♂ Kern unter dem Chromatophor liegen.

Die Anteridien sind, wie auch bei Helminthora, in eben solche Anteridienstände eingesammelt und sitzen entweder auf speziellen männlichen Pflanzen, oder auf denselben, die die Karpogone tragen. Die Lage der Anteridien und der Spermatien in ihnen ist genügend mit Fig. 41 illustriert. Man muß hier auf eine beträchtliche Neubildung der Spermatien an Stelle der nach außen getretenen aufmerksam machen, wodurch man ein ganzes System leerer ineinander eingelegter Wände beobachten kann. Die Spermatien selbst unterscheiden sich in nichts von solchen bei Helminthora; in ihnen sieht man ebenso einen intensiv sich färbenden Kern, in welchem man bei gelungener Färbung auch ein kleines Kernkörperchen wahrnehmen kann. Ich konnte keine anderen Einschlüsse im farblosen Protoplasma des Spermatiums bemerken, sowie auch keine Reste von Chromatophoren, von welchen Wolfe spricht.

An das Trichogyn des reifen Karpogons klebt das einkernige Spermatium öfters in der Einzahl an. So auch einkernig bleibend, tritt es in bekannter Weise die Kopulation an. Keine Teilung des Spermatiumkernes, wie das Wolfe bildet (Wolfe Fig. 49 und 50), auch kein zweikerniges Spermatium wurde beobachtet. Der einzige Kern des Spermatiums geht in das Trichogyn über, drängt weiter in den Bauchteil hinunter und vereinigt sich da mit dem Eikern (Fig. 37 bis 40). Die Verschmelzung selbst der ♂ und ♀ Kerne wurde nicht mit aller Ausführlichkeit gesehen. Dieser Prozeß, wie auch bei Helminthora, geht schnell vorüber und es ist schwer, ihn abzupassen, aber wie ich meine, nach den oben angeführten Gründen, ist es kaum unentbehrlich, dies in allen Details zu verfolgen.

Nach der Befruchtung teilt sich der Bauchteil vom Trichogyn ab, indem, wie dieses Wille und Wolfe bezeichnen, sich die eigene Wand um die befruchtete Eizelle ausscheidet (Fig. 42). Nachher findet, wie bekannt, die Teilung der Zygote in zwei Zellen statt, von welcher nur die obere sich weiter in Sporenhaufen entwickelt; die untere aber bleibt wie eine Trag- oder Stielzelle ungeteilt. Die Entwicklungsgeschichte des Sporophyts wird genügend mit den beiliegenden Figuren illustriert (Fig. 42—45). Es wird in den Zellen des Karpogonastes, sowie auch bei Helminthora, ebensolch eine Anhäufung der nährenden Stoffe, nur in etwas kleinerer Quantität, beobachtet. Auch hier findet eine starke Erweiterung der Poren zwischen den Zellen statt; wie auch bei Helminthora wird die Pore zwischen der Tragzelle (Stielzelle) und der unten liegenden Hypogyne besonders stark erweitert. Es geht oft so weit, daß durch die Öffnung der Zellkern der Tragzelle in die Hypogyne durchgeht, so daß man eine zweikernige Zelle enthält (Fig. 43).

Der Chromatophorenbau bei Nemalion und Verwandten.

1. Nemalion.

In der Arbeit Wolfe's ist ein besonderes Kapitel der Frage nach der Struktur der Chromatophoren bei Nemalion multifidum gewidmet. Zum Schluß der ausführlichen Behandlung kommt der Autor zur Ansicht, daß das Pyrenoid, das die früheren Autoren (Schmitz 1882) bei dieser Form beschrieben haben, in Wirklichkeit nicht existiert; daß der Zentralteil des Chromatophors bloß mit einer Vakuole besetzt ist. „Material . . . stained in safranine and gentianaviolett shows that this central body in not a homogenous solid. Section reveal more clearly a wall layer of the same material as the rest of the chromatophore, surrounding what appears to be a mere vacuolar cavity. This vacuole represents the socalled pyrenoid, which earlier writers have described as characteristic of the vegetative cells of this plaut.“ (Wolfe 1904, pag. 610, 611). Die sorgfältigste Untersuchung auf den dünnsten Mikrotomschnitten konnte nicht „the presence of any organized material in this central region“ offenbaren. Und wirklich stellen alle zahlreichen Bilder Wolfe's, wie von ganzen Zellen sowie auch von Mikrotomschnitten aufgenommen, deutlich die Höhle im zentralen Teil des Chromatophors und keine Spur des Pyrenoids dar. Diese Angaben Wolfe's stehen in Widerspruch mit denen von Schmitz, der das Pyrenoid bei Nemalion multifidum beschrieb. Obwohl er kein Bild da gegeben hat; bei nahe stehender Form aber — Helminthocladia — bildet er das Pyrenoid mit voller Deutlichkeit als rundes Körperchen, welches das Zentrum des

sternförmigen Chromatophors einnimmt. Dasselbe findet sich nach der Beschreibung von Schmitz auch bei Nemalion. In meinem Material von N. lubricum Duby, welches zuerst zur Untersuchung genommen war, wurden ebenso die Bilder erhalten, die mit den Angaben Wolfe's gänzlich nicht übereinstimmen. Fast alle Zellen, sowohl die vegetativen wie auch die Zellen des Karpogonastes und das Karpogon selbst, wie das schon oben beschrieben wurde, hatten im Zentrum des Chromatophors je ein deutlich ausgebildetes Pyrenoid. Mit Eisenhämatoxylin färben sich diese Pyrenoide sehr intensiv und treten auf den Präparaten so scharf hervor, daß es durchaus unmöglich ist, sie zu übersehen. Also blieb es nur übrig anzunehmen, daß zwei so nahe stehende Formen, wie N. multifidum und N. lubricum, sich in bezug des Chromatophorenbaues sehr wesentlich voneinander unterscheiden; aber das war schon a priori kaum wahrscheinlich.

Die andere Portion des Materials hat die Sache aufgeklärt. Hier waren, mit Wolfe übereinstimmend, wirklich keine Pyrenoide zu sehen; an dessen Stelle fanden sich im Zentrum des Chromatophors bloß die Vakuolen. Da sowohl die erste wie auch diese Portion des Materials an ein und demselben Orte, zu derselben Zeit gesammelt, und in der gleichen Art mit der vom Rath'schen Lösung fixiert waren, so könnte solch ein wesentlicher Unterschied zwischen ihnen sich unverständlich zeigen, wenn sich die Sache nicht in der folgenden Weise erklärt hätte. Die erste Portion (Nr. 1) wurde direkt aus dem Meere in die fixierende Flüssigkeit hineingelegt, die zweite aber (Nr. 2) wurde anfangs in einem Zinkeimer mit Seewasser untergebracht und erst nach 2 Stunden fixiert. Gerade in dieser zweiten Portion (Nr. 2) fehlten die Pyrenoide. Schon Schmitz weist auf die besondere Empfindlichkeit der Pyrenoide bei den Helmintocladiaceae hin, die „bei Einwirkung von süßem Wasser, Spiritus, verdünnter Essigsäure usw. aufquellen und sich schließlich vollständig in dem umgebenen Medium verteilen". Sichtbar bringen auch die schwächeren Agentien bei einer mehr oder weniger langen Wirkung denselben Effekt hervor. Eine obgleich nicht bedeutende Veränderung der Temperatur, Mangel an Sauerstoff, vielleicht oligodynamische Wirkung des Zinkeimers oder irgendwelche andere ungünstige Bedingungen erzeugten hier im Material Nr. 2 diesen Prozeß der Auflösung, oder vielleicht besser zu sagen, der Autolyse des Pyrenoids. In allem anderen haben die Zellen dieser Portion (Nr. 2) ein gänzlich normales Aussehen, so daß die ungünstigen Wirkungen anscheinend zu schwach waren, um auch auf andere Organe der Zelle merklich einzuwirken.

Also hat der normale, nicht beschädigte Chromatophor aus Material Nr. 1 folgenden Bau: vom gerundeten zentralen Teil gehen nach allen Seiten Strahlen aus, welche die Zellenwand erreichend sich platt drücken und also eine innere wandständige Schicht bilden (Fig. 46–49). Der mittlere zentrale Teil ist von dem Pyrenoid eingenommen; das letzte stellt keinen homogenen Körper (wie dieses Schmitz bei Helminthocladia darstellt) vor, aber bei einer guten Färbung kann man deutlich bei ihm zwei Teile unterscheiden: den zentralen Körper und die umgebende Zone (Fig. 46). Der zentrale Körper ist gewöhnlich kugelig; er färbt sich sehr intensiv mit Eisenhämatoxylin und Anilinfarben (bei der Flemming'schen Dreifärbung rot). Die umgebende Zone ist mit einem scharfen Umriß vom eigentlichen Chromatophor abgegrenzt, aber nach ihrer Konsistenz unterscheidet sie sich wenig von ihm. Zuweilen kann man bei einer gelungenen Färbung und nicht in allen Pyrenoiden hier eine schwache Granulierung bemerken, welche sich violett bei der Flemming'schen Dreifärbung färbt (Fig. 50). Die umgebende Zone ist kein Kunstprodukt — kein leerer Platz, der infolge des Zusammenziehens des Pyrenoids entsteht, was man, wie bekannt, sehr oft beim Einbetten in Balsam beobachtet; — sie ist eine wirklich existierende Bildung, die eine organisierte Substanz enthält, was ohne jeden Zweifel aus ihrer Struktur wie auch aus den Beziehungen zu den Farben folgt.

Eine große Mehrzahl der Zellen aus Material Nr. 1 haben Pyrenoid von beschriebenem Bau, aber zuweilen kommen auch hier pyrenoidlose Zellen vor, sogar auch ganze Teile des Thallus sind zuweilen aus selchen Zellen zusammengestellt. Schon am Orte waren diese Teile, wie es scheint, irgendwelcher ungünstigen Wirkung ausgesetzt, das die Lösung des Pyrenoids erzeugte[1]). Auf passenden Stellen kann man in einer Reihe der benachbarten Zellen alle Übergänge vom intakten Pyrenoide bis zu dessen vollständiger Auflösung verfolgen. Dabei kann ein folgendes Bild beobachtet werden: Zuerst quillt der Zentralkörper des Pyrenoids auf; er vergrößert sich ein wenig im Umfange und nimmt ein Aussehen an, das für die aufgequollenen Körper charakteristisch ist, indem seine Peripherie stärker als das Zentrum zu färben anfängt (Fig. 47). Die Aufquellung geht weiter, indem die umgebende Zone

1) Indem man die Bedingungen, unter welchen Nemalion lubricum wohnt, kennt, kann man sich leicht eine ganze Reihe von solchen Wirkungen vorstellen. Wie bekannt wächst N. lubricum auf Felsen ganz an der Grenze des Wassers, sogar auch ein wenig höher und darum setzt es sich leicht einer gewissen Austrocknung, einer übermäßigen Insolation und Erwärmung, der Wirkung des Regenwassers usw., aus.

allmählich hinausgedrängt wird (Fig. 48); zuletzt bleibt nichts mehr von der umgebenden Zone übrig (Fig. 49); die ganze Mitte des Chromatophors erscheint von einer stark aufgequollenen Masse eingenommen, die sich noch mit Hämatoxylin (oder Safranin nach Flemming) ziemlich stark färbt (Fig. 49).

Auf diesem Stadium im Material Nr. 1 stellt sich der Prozeß gewöhnlich ein, aber zuweilen geht er auch weiter, in dem die aufquellende Masse allmählich die Fähigkeit zur Färbung verliert, sichtbar infolge vollständiger Auflösung und Diffundieren nach außen (Fig. 51); zuletzt zeigt sich in der Mitte des Chromatophors eine Höhle, die nicht mit einer organisierten Substanz ausgefüllt ist. Solch ein Zustand im Material Nr. 1 ist, wie gesagt, eine Ausnahme, aber in Nr. 2 ist das eine Regel; da ist im Gegenteil eine Zelle mit intaktem Pyrenoid nicht zu finden; nur sehr selten findet man die Zellen mit den Resten der stark aufgequollenen Masse des Pyrenoids in der Mitte des Chromatophors (wie in Fig. 49), gewöhnlich aber befindet sich an Stelle des Pyrenoids einfach eine Vakuole, die frei von organisierter Substanz ist (Fig. 52 bis 53).

In solcher Art und Weise beschreibt und bildet Wolfe das Chromatophor bei seiner Form — N. multifidum. Aber alle Überlegungen und Angaben Schmitz's gerade in bezug auf diese Form und völlige Unwahrscheinlichkeit dessen, daß zwei so nahestehende Formen, wie Nemalion multifidum und N. lubricum sich so gründlich voneinander in dieser Hinsicht unterscheiden — alles dieses zwingt anzunehmen, daß auch bei N. multifidum in den normalen Zellen sich ein Pyrenoid befindet. Ich meine, daß Wolfe gerade eben solch ein unnormales Material hatte, wie auch meine Nr. 2. Und dafür waren bei ihm scheinbar die passenden Bedingungen realisiert. Sein Material wurde die ganze Zeit in lebendigem Zustande in Aquarien des Laboratoriums erhalten und einzelne Portionen daraus wurden von Zeit zu Zeit herausgenommen und fixiert. Im allgemeinen waren die Lebensbedingungen in den Aquarien Wolfe's wie es scheint erträglich, so daß ein direktes Absterben nicht beobachtet wurde, aber dennoch waren es keine normalen Bedingungen und zum Schluß litt dadurch in bekannter Weise der empfindlichste Teil der Zelle — das Pyrenoid. Übrigens liegt die Vermutung nahe, daß auch die anderen Teile der Zelle einige pathologische Veränderungen dabei erhalten konnten. Obgleich die Zellen direkt auch nicht abstarben (so fuhren sogar die Zellkerne sich zu teilen fort), aber eine solche Vermutung ist nicht ausgeschlossen. Vielleicht z. B. sind jene nicht ganz deutlichen Figuren in dem Spermatium, welche

Wolfe als die Teilung des Spermatiumkerns erklärt, das Resultat pathologischer Veränderungen (s. Wolfe 1904, Fig. 49 u. 50). So stellt auch Wolfe's Fig. 13, wo drei „Kerne" im Bauchteile des Karpogons abgebildet sind, wahrscheinlich pathologische Fragmentierung des Kerns dar. Ich bin überhaupt geneigt, in solcher Weise jene Figuren Wolfe's zu erklären, wo ein oder mehrere überflüssige gefärbte Körperchen im Karpogon dargestellt sind, die seiner Meinung nach die Anwesenheit des zweiten Kerns (des Trichogynkerns) demonstrieren sollen.

2. Helminthocladia.

Von allen Helminthocladiaceen bildet Schmitz nur bei Helminthocladia Chromatophor mit seinem Pyrenoid zusammen ab. Auf seiner Fig. 12 (Schmitz 1882), die einen optischen Längsschnitt durch die Rindenzelle (Assimilationszelle) darstellt, bildet er im Zentrum des sternförmigen Chromatophors ein Pyrenoid in Form eines homogenen rundlichen Körperchens ab, das intensiv mit Hämatoxylin gefärbt ist. Dieses ist, soviel ich weiß, die einzige Abbildung der Pyrenoiden bei Helminthocladiaceae: aber zugleich ist sie nicht ganz richtig.

Solch ein Bild wird man auf übergefärbten Präparaten erhalten; dann erscheint das Pyrenoid wirklich wie ein homogener Körper; aber bei gelungener Färbung, besonders bei der Untersuchung dünner Mikrotomschnitte, die nach Flemming gefärbt sind, kann man hier ohne Mühe eine kompliziertere Struktur bemerken. Nämlich, bei solcher Färbung tritt in das Zentrum des Pyrenoids ein rotes (von Safranin) Körperchen hervor, das runde oder etwas eckigere Umrisse hat (Fig. 54 u. 56). Das ist eben solch ein Zentralkörper des Pyrenoids wie auch bei Nemalion. Er ist mit einer Zone umgeben, welche mit Körnchen und Stäbchen, die sich bei der Färbung nach Flemming violett färben, erfüllt ist. Diese Körperchen haben im allgemeinen die Neigung, sich in radialer Anordnung zu lagern, jedoch strenge Regelmäßigkeit wird hier nicht bemerkt. Von der Oberfläche gesehen hat diese Zone den Bau, der auf Fig. 55 dargestellt ist; dabei sieht man einen Teil der Stäbchen mit der Spitze zum Beobachter zugekehrt (radial gehende Stäbchen) und einen anderen Teil von der Seite. Diese Zone, mit „violetten" Körperchen gefüllt, entspricht meiner Meinung nach derselben bei Nemalion. Nur die Körnigkeit, welche da sehr schwach ausgebildet ist oder auch ganz fehlt, ist hier im Gegenteil außerordentlich stark entwickelt.

In überfärbten Präparaten sind diese „violetten" Körperchen nicht mehr gesondert zu unterscheiden und die ganze Zone scheint ununter-

brochen und so intensiv gefärbt zu sein, daß durch sie der Zentralkörper selbst nicht mehr wahrgenommen wird. So erhält man Bilder, die Pyrenoide als dunkel gefärbte homogene Kugeln darstellen, ganz ebenso wie das Schmitz abbildet.

Der oben beschriebene Bau des Pyrenoids ist besonders gut in den Rindenzellen (Assimilationszellen) ausgebildet; in den inneren Zellen verändert es sich etwas, indem der Zentralkörper des Pyrenoids zuerst sich reduziert (Fig. 57) und dann gänzlich verschwindet. Also erscheint zuletzt das Pyrenoid nur mit obenbeschriebenen „violetten" Körperchen erfüllt. Diese sind zuweilen mit einer gewissen Regelmäßigkeit reihenweise geordnet, was dem Pyrenoid ein gestrichenes Aussehen wie bei einigen grünen Algen gibt (Fig. 58). Übrigens ist es bei weitem nicht immer der Fall; zuweilen gelingt es, keine Regelmäßigkeit in der Anordnung der „violetten" Körperchen zu finden und dann hat das ganze Pyrenoid das Aussehen, das an den Zellkern mit einem groben Kerngerüst außerordentlich erinnert.

Das beschriebene Verschwinden des zentralen Körpers des Pyrenoids steht hier, wie es scheint, ganz mit dem Alter und der Lage der Zellen in Verbindung: in der Endzelle der Zellenreihe (Rindenzelle) ist in dem Pyrenoid immer ein deutlich ausgebildeter Zentralkörper vorhanden; in der folgenden Zelle ist aber der Zentralkörper reduziert oder zuweilen auch ganz abwesend; in den noch weiter vom Ende liegenden Zellen kann man nur sehr selten einen Zentralkörper des Pyrenoids finden, und in noch älteren Zellen ist er stets nicht mehr vorhanden. Also hängt diese Erscheinung hier, wie ich meine, von „inneren Ursachen" ab und scheint nicht eine direkte Folge der äußeren Wirkungen zu sein, wie das bei Nemalion der Fall ist.

Übrigens geht auch hier die äußere Seite der Erscheinung etwas anders vor: nämlich, es wird keine solche Aufquellung des Zentralkörpers des Pyrenoids beobachtet, welche so charakteristisch bei Nemalion ist.

Also kann man auch bei Helminthocladia im allgemeinen denselben Bauplan des Pyrenoids wie bei Nemalion annehmen; und wenn es auch irgend einen Unterschied gibt, so ist er nur quantitativ.

3. **Helminthora.**

Was diese Form anbetrifft, so blieb hier für mich einiges in dem Bau des Pyrenoids unklar, aber im allgemeinen kann man sagen, daß auch hier derselbe Bauplan wie bei den vorigen Formen vorliegt. In älteren Zellen mit recht reduzierten Zentralkörpern sind die „violetten"

Körperchen in der umgebenen Zone fast immer in Stäbchenform und merkwürdig regelmäßig angeordnet, so daß die Pyrenoide ein gestrichenes Aussehen haben (Fig. 60, 61).

Schluß.

Die Resultate der vorliegenden Arbeit können in folgenden Sätzen resümiert sein.

1. Auf keinem Entwicklungsstadium des Karpogons bei Nemalion und Helminthora ist das Trichogyn mit seinem eigenen Kern versehen. Das Karpogon ist stets einkernig; und das Trichogyn muß man bloß für dessen Auswuchs, nicht aber für eine ganze Zelle halten. Also, indem man die Angaben Yamanouchi's über Polysiphonia in Betracht zieht, hat man unter den Florideen eine Reihe von Formen von den einfachsten bis zu den höher differenzierten zu unterscheiden, die einen gewissen Übergang verfolgen läßt. Die ersten (einfacheren), ebenso wie die anderen Gruppen der Algen, haben ein streng einzelliges (und einkerniges) weibliches Geschlechtsorgan, die zweiten aber besitzen ein zweikerniges Karpogon. Obgleich das Trichogyn bei den letzteren nicht von dem Bauchteil mit einer Wand abgesondert ist, hat es dennoch seinen eigenen Kern. Es kann als Vorläufer solch eines Trichogyns, das wie bei Laboulbeniaceae und typischen Ascomyceten eine ganze selbständige Zelle, ja sogar eine mehrzellige Bildung ist, betrachtet werden.

2. Die Spermatien bei den genannten Formen sind einkernige Zellen, welche in normalen Fällen niemals zweikernig werden. Solche Spermatien, mit den Angaben Yamanouchi's übereinstimmend, sind wahrscheinlich auch überall bei den Rotalgen vorhanden.

3. Nemalion hat entgegen Wolfe im Zentrum des Chromatophors ein gut ausgebildetes Pyrenoid, welches einen recht komplizierten Bau hat, indem es aus dem Zentralkörper und der umgebenen Zone besteht. Das Pyrenoid ist hier durch seine besondere Empfindlichkeit für äußere Wirkungen gekennzeichnet, indem es leicht aufquillt und zuletzt sich ganz auflöst, an seiner Stelle bloß eine Vakuole hinterlassend.

4. Eben solch ein Pyrenoid gibt es im allgemeinen auch bei Helminthocladia (wahrscheinlich auch bei Helminthora). In ihm unterscheiden sich ebenso Zentralkörper und die umgebende Zone; die letztere ist mit einer großen Menge von stark färbbaren Körperchen angefüllt, die öfters von Stäbchenform und radial angeordnet sind. Die Zeichnung von Schmitz, wo das Pyrenoid als ein homogener Körper dargestellt ist, erklärt sich damit, daß seine Präparate übergefärbt und die Körperchen in der umgebenden Zone nicht mehr gesondert zu unterscheiden waren, so daß die ganze Bildung als eine homogene Kugel erschien.

Moskau, Botanisches Institut der Universität,
September 1908.

Zitierte Literatur.

1. Bornet et Thuret, Recherches sur la fécondation des Floridees. Ann. des Sc. nat. bot. 1867.
2. Janczewski, Notes sur le développement de cyctocarpe dans les Floridées. Mém. de la soc. d. Sc. nat. de Cherburg 1876.
3. Thuret et Bornet, Études phycologiques 1878.
4. Dies., Notes algologiques 1876 et 1880.
5. Schmitz, Fr., Die Chromatophoren der Algen, 1882.
6. Ders., Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1883.
7. Guignard, Z., Développement et constitution des Anthérozoides. Revue gén. de botanique 1889.
8. Wille, N., Über die Befruchtung bei Nemalion multifidum. Berichte der Bot. Gesellsch. 1894.
9. Davis, B., The fertilization of Batrachospermum. Ann. of Bot. 1896.
10. Oltmanns, Fr., Zur Entwicklungsgeschichte der Florideen. Bot. Ztg. 1898.
11. Schmidle, W., Einiges über Befruchtung, Keimung und Haarinsertion von Batrachospermum. Bot. Ztg. 1899.
12. Osterhout, W., Befruchtung bei Batrachospermum. Flora 1900.
13. Wolfe, J., Cylologial Studies on Nemalion. Ann. of Bot. 1904.
14. Yamanouchi, The Life History of Polysiphonia. The bot. Gazette 1906, Vol. XLII. (Vorläufige Mitteilung 1906, Vol. XLI.)

Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat bei Anwendung von Zeiss Apochrom. 2 mm Apert. 1, 3 aufgenommen. Die Figuren 28, 31, 32 und 33 sind 375 vergr. (Apochr. 2,0 Comp. oc. 6; zur Hälfte verkleinert); Fig. 17 750 vergr. (Apochr. 2,0 Comp. oc. 12; zur Hälfte verkleinert); Figuren 1—7, 10, 22—27, 29, 30, 43—45 750 vergr. (Apochr. 2,0 Comp. oc. 6); Figuren 16, 18 und 36 2250 vergr. (Apochr. 2,0 oc. 18); alle anderen sind unter Vergr. 1500 gezeichnet (Apochr. 2,0 Comp. oc. 12). Die Figuren 50—57, 60 und 61 sind von Mikrotomschnitten, alle anderen von ganzen Zellen aufgenommen.

Helminthora divaricata. I. Ag.

Fig. 1. Ganz junges einzelliges Stadium des Karpogonastes. Vergr. 750.

Fig. 2—4. Folgende Stadien. Man sieht wie aus einer Initialzelle sich ein vierzelliger Karpogonast entwickelt. Vergr. 750.

Fig. 5. Noch älteres Stadium; die obere Zelle des Karpogonastes fängt an sich zu einem Karpogon zu entwickeln. Vergr. 750.

Fig. 6 u. 7. Folgende Stadien. Oberhalb vom Zellkerne des Karpogons sieht man das Chromatophor ganz schwach mit Hämatoxylin nach Kleinberg gefärbt. Vergr. 750.

Fig. 8. Junges Karpogon, in welchem oberhalb des Zellkerns zwei Chromatophorstücke liegen. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 9. Dasselbe, aber ein Chromatophor liegt unter dem Zellkern. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

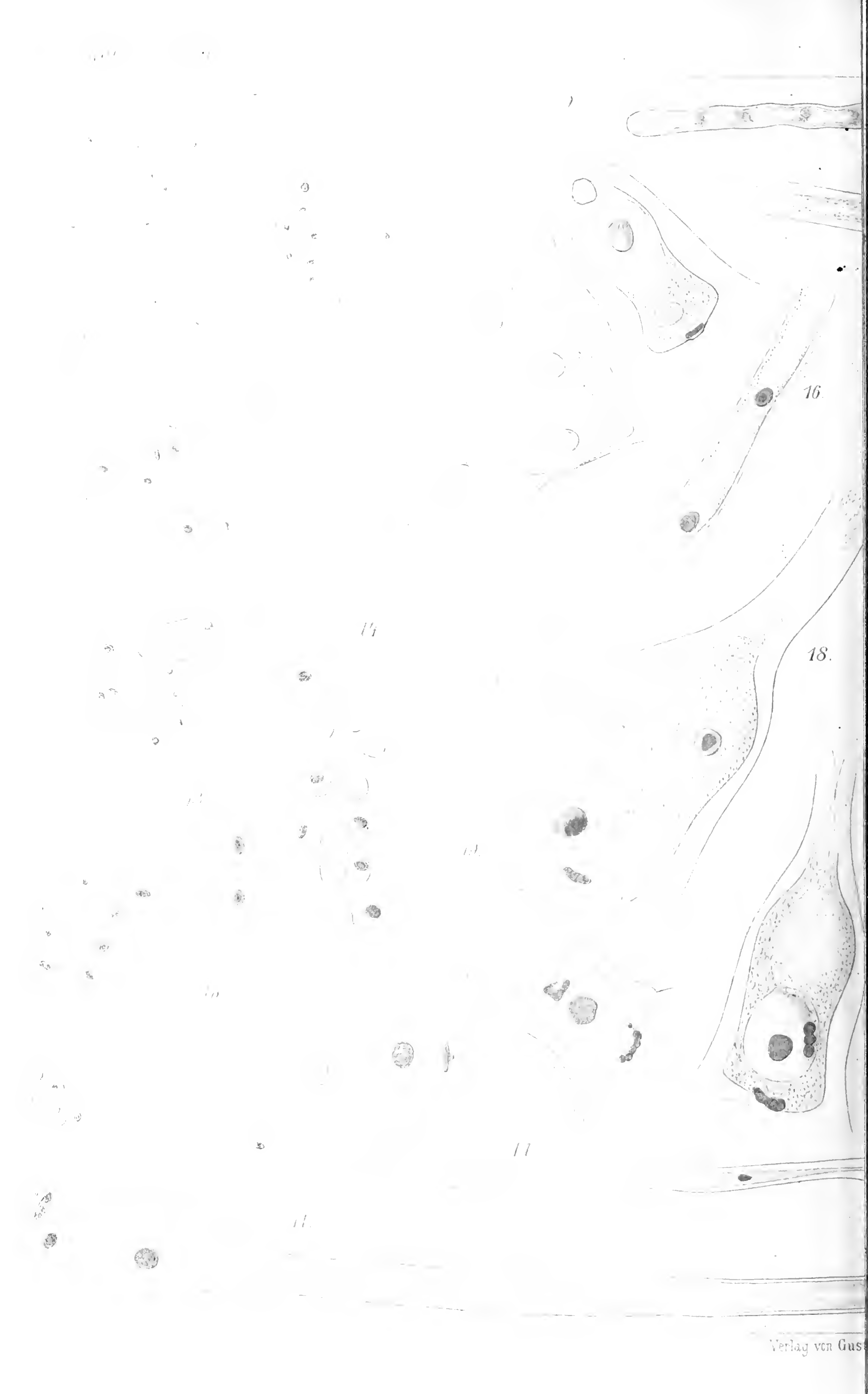
Fig. 9a. Dasselbe. Chromatophor scheint ringförmig zu sein. Hämatoxylin nach Kleinberg. Vergr. 1500.

Fig. 10. Ganz normales befruchtungsreifes Karpogon. Der Zellkern liegt höher als das Chromatophor. Hämatoxylin nach Kleinberg. Vergr. 750.

Fig. 11. Dasselbe. Am Ende des Trichogyns ist ein einkerniges Spermatium, mit Gallerthülle umgeben, angeklebt. Im Trichogyne sieht man „chromatinähnliche" Körperchen von Eisenhämatoxylin gefärbt. Vergr. 1500.

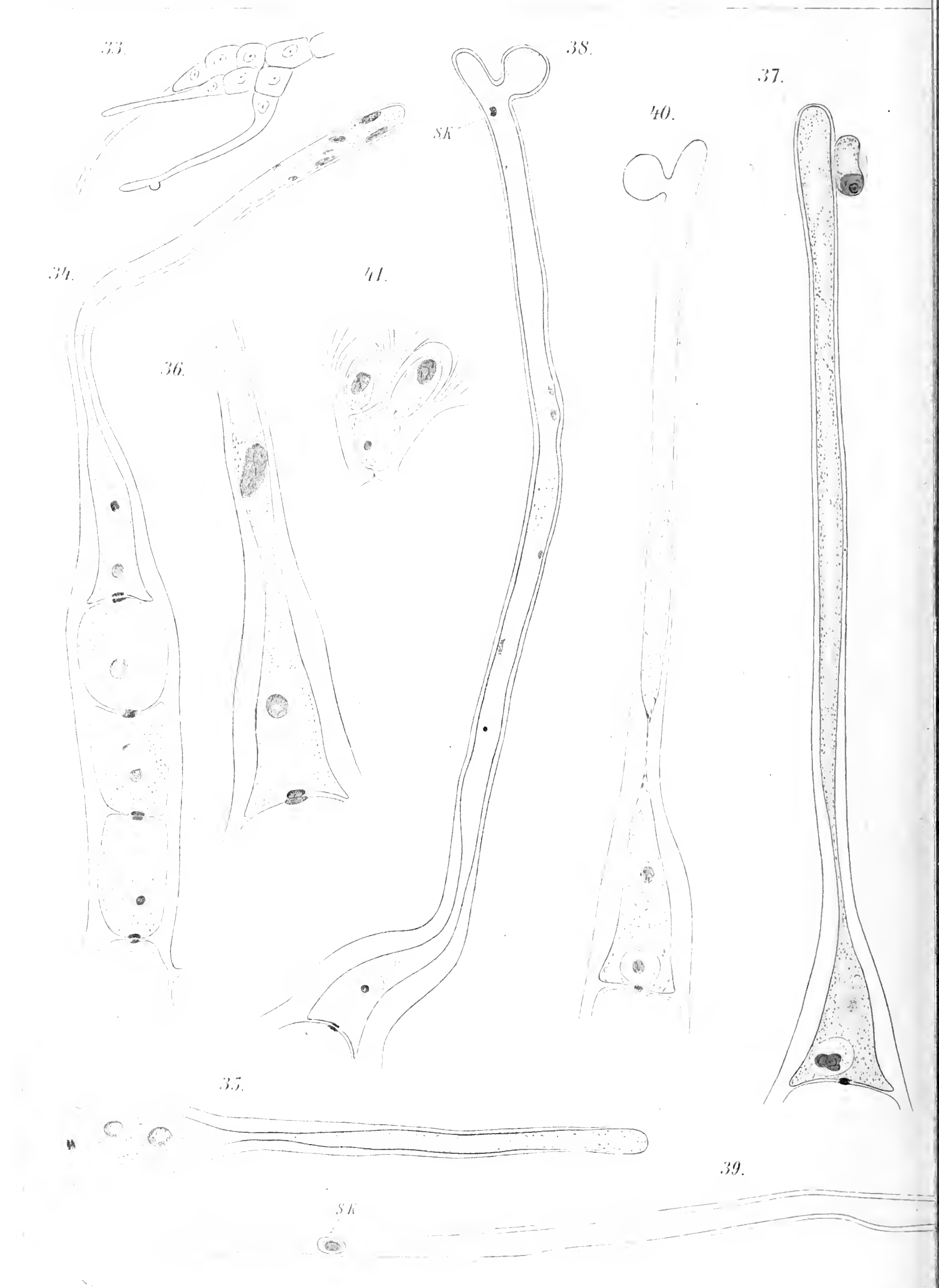
Fig. 12. Antheridien. Vergr. 1500.

Fig. 13. Freiliegende Spermatien, mit ihrer Gallerthülle umgeben. Vergr. 1500.

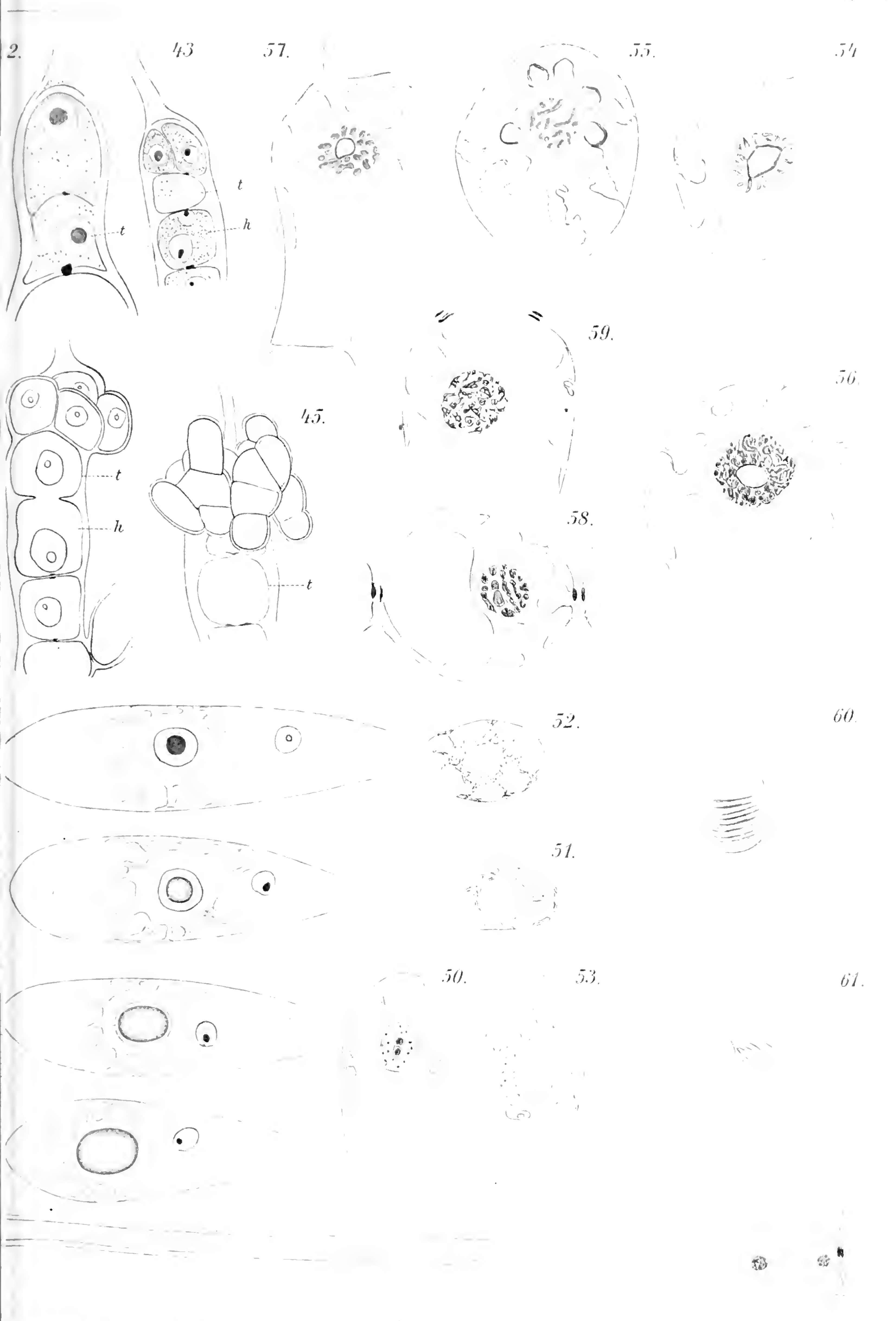


Verlag von Gus

scher



Verlag von Gusta



…scher in Jena

Fig. 14. 11 Spermatien, auf dem Trichogyn sitzend. Aus 3 (oder 4) sind die Zellkerne schon in das Trichogyn eingewandert. Die Gallerthülle ist noch zu sehen. Vergr. 1500.

Fig. 15. Das Trichogyn eines noch unbefruchteten Karpogons. Man sieht zwei Kerne und zwei Spermatien. Vergr. 1500.

Fig. 16. Das Trichogyn eines Karpogons, das sich im Befruchtungsstadium befindet. Man sieht zwei Kerne und drei Spermatien; der dritte Kern ist schon in den Bauchteil eingewandert (s. Fig. 18). Vergr. 2250.

Fig. 17. Ein befruchtetes Karpogon. Der Bauchteil ist schon von dem Trichogyn abgesondert und mit seiner eigenen Haut umgeben. Man sieht fünf Spermatien und vier Kerne; der fünfte ♂ Kern ist schon mit dem Eikern eingeschmolzen. Vergr. 750.

Fig. 18. Bauchteil eines Karpogons, dessen Trichogyn auf der Fig. 16 abgebildet ist. Der männliche Zellkern ist noch nicht mit dem Eikern verschmolzen. Die protoplasmatische Verbindung mit dem Trichogyn ist sogleich nach dem Durchtritt des ♂ Kerns zerrissen. Chromatophor ist schwer zu sehen. Hämatoxylin n. Kleinberg. Vergr. 2250.

Fig. 19 u. 20. Verschmelzung (?) des ♂ Kerns mit dem Eikern. Hämatoxylin n. Kleinberg. Vergr. 1500.

Fig. 21. Befruchteter Bauchteil eines Karpogons. Man sieht eigene Haut, welche die „Zygote" umgibt. Vergr. 1500.

Fig. 22—27. Entwicklung des Sporophyts. *t* Tragzelle, die untere Zelle von zwei, in welche die Zygote sich teilt. Sie entwickelt sich nicht weiter. Vergr. 750.

Fig. 28. Die Hüllfäden, welche das Sporophyt umgeben. Der Karpogonast scheint durch. Vergr. 375.

Fig. 29. Karpogonast zur Zeit der Entwicklung des Sporophyts. Man sieht Reservestoffe in den Zellen desselben. Vergr. 750.

Fig. 30. Dasselbe. Man sieht einen Strom des dunklen (an Nährmaterial reichen) Protoplasmas von einer Pore zur andern gehend. *H* Hypogyne; sie ist arm an Reservestoffen. Vergr. 750.

Fig. 31. Abnormaler verzweigter Karpogonast. Vergr. 375.

Fig. 32. Abnormales Karpogon mit verzweigtem Trichogyn. Vergr. 375.

Nemalion lubricum. Duby.

Fig. 33. Abnormaler verzweigter Karpogonast. Vergr. 375.

Fig. 34. Normaler vierzelliger Karpogonast mit jungem Karpogon. Die Chromatophoren in den Zellen sind fast ebenso wie die Zellkerne gefärbt. In dem Trichogyn sind „chromatinähnliche" Körnchen zu sehen. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 35. Junges Karpogon mit dem Zellkern und dem Chromatophor oberhalb desselben. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 36. Junges Karpogon. Das Chromatophor ist in das Trichogyn durchgepreßt. Eisenhämatoxylin. Vergr. 2250.

Fig. 37. Befruchtungsreifes Karpogon. Der Zellkern liegt unter dem Chromatophor. Auf dem Trichogyn ist ein einkerniges Spermatium angeklebt. Hämatoxylin n. Kleinberg. Vergr. 1500.

Fig. 38. Folgendes Stadium. Der Kern des Spermatiums (*s. k.*) ist schon in das Trichogyn eingewandert. „Chromatinähnliche" Körperchen in dem Trichogyn sind zu größeren unregelmäßigen Klumpen zusammengedrängt. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 39. Dasselbe. Der Spermakern in dem Trichogyn; in dem Bauchteile sieht man deutlich das Chromatophor und unter demselben den Eikern. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 40. Dasselbe. Der Spermakern ist schon in den Bauchteil eingewandert. Der protoplasmatische Strang bei der Basis des Trichogyns ist fast ganz abge-

rissen. Chromatophor ist schwer zu sehen. Hämatoxylin n. Kleinberg. Vergr. 1500.

Fig. 41. Antheridien mit dem System der alten ineinander eingelagerten Häuten. Vergr. 1500.

Fig. 42—45. Entwicklung des Sporophyts. Man sieht starke Erweiterung der Poren zwischen den Zellen des Karpogonastes, besonders zwischen Tragzelle (*t*) und Hypogyne (*h*). In Fig. 43 ist der Kern der Tragzelle in die Hypogyne eingewandert. Vergr. 750.

Chromatophorenbau. Duby. 1. **Nemalion lubricum.**

Fig. 46. Chromatophorenbau der vegetativen Zelle von Nemalion lubricum. Normales Chromatophor. In der Mitte sieht man ein Pyrenoid, das einen Zentralkörper und die umgebende Zone unterscheiden läßt. Vergr. 1500.

Fig. 47. Dasselbe. Der Zentralkörper des Pyrenoids fängt an aufzuquellen und die umgebende Zone zu verdrängen. Vergr. 1500.

Fig. 48. Dasselbe. Weiteres Stadium. Vergr. 1500.

Fig. 49. Dasselbe. Die umgebende Zone ist nicht mehr zu sehen. Das ganze Pyrenoid ist von einer stark aufgequollenen Masse eingenommen, welche noch von Eisenhämatoxylin sich intensiv färbt. Vergr. 1500.

Fig. 50. Chromatophor mit normalem ungequollenen Pyrenoid. In umgebender Zone sieht man Körnchen, welche nach Flemming violett sich färben. Zentralkörper färbt sich damit rot. Mikrotomschnitt 1,5 μ dick. Vergr. 1500.

Fig. 51. Im Zentrum des Chromatophors sind noch Reste der stark aufgequollenen Masse des Pyrenoids zu bemerken, welche sich etwas mit Eisenhämatoxylin färben. Material Nr. 1 (direkt aus dem Meere fixiert). Mikrotomschnitt 1,5 μ. Vergr. 1500.

Fig. 52 u. 53. Dasselbe aus dem Material Nr. 2 (nicht sofort aus dem Meere fixiert). Im Zentrum des Chromatophors sieht man bloß Vakuole frei von organisierter Substanz. Mikrotomschnitt 1,5 μ. Vergr. 1500.

2. **Helminthocladia purpurea.** I. Ag.

Fig. 54. Chromatophor der Rindenzelle (der letzten Zelle der Zellenreihe). Medianer Längsschnitt. Man sieht Zentralkörper des Pyrenoids (im Präparat rot gefärbt) und die Körperchen in umgebender Zone, welche die radiale Anordnung zeigen; sie sind im Präparat violett gefärbt. Mikrotomschnitt 1,5 μ. Nach Flemming gefärbt. Vergr. 1500.

Fig. 55. Dasselbe. Oberflächlicher Längsschnitt. Im Pyrenoid sind nur Körperchen in umgebender Zone zu sehen. Mikrotomschnitt 3 μ. Färbung wie vorige.

Fig. 56. Dasselbe. Medianer Längsschnitt der Rindenzelle. Man sieht Zentralkörper des Pyrenoids (im Präparat rot gefärbt) und die Körperchen in ungebundener Zone (violett). Die letzteren sind hier schwer als gesonderte Körperchen zu unterscheiden. Mikrotomschnitt 3 μ. Färbung wie vorige. Vergr. 1500.

Fig. 57. Medîaner Längsschnitt der vorletzten Zelle der Zellreihe. Zentralkörper des Pyrenoids ist ziemlich reduziert. Mikrotomschnitt 3 μ. Färbung wie vorige. Vergr. 1500.

Fig. 58 u. 59. Die Zellen, welche noch weiter als vorige von dem Ende der Zellreihen liegen. Der Zentralkörper des Pyrenoids ist ganz verschwunden. Die Körperchen der umgebenden Zone sind jetzt durch den ganzen Raum des Pyrenoids zerstreut. In Fig. 58 ist die Reihenweise angeordnet, aber in Fig. 59 liegen sie ganz ordnungslos. Optischer Längsschnitt. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

3. **Helminthora divaricata.** I. Ag.

Fig. 60 u. 61. Längsschnitte durch die vegetativen Zellen. Im Pyrenoid sieht man die stäbchenförmigen Körperchen der umgebenden Zone, einander parallel geordnet. Mikrotomschnitt 3 μ. Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Über den Blauglanz auf Blättern und Früchten.

Von G. Gentner.

(Mit 7 Abbildungen im Texte.)

Die Früchte, die Blätter und der Thallus der verschiedensten Pflanzengruppen und Arten besitzen auf ihrer Epidermis einen eigenartigen blauen Glanz, der je nach den Verhältnissen stärker oder schwächer auftritt oder auch ganz zu verschwinden vermag.

Kny und Berthold haben zuerst darauf hingewiesen, daß Meeresalgen aus den Gattungen Chylocladia, Polysiphonia, Cystosira u. a. weißes, grünes, vor allem aber blaues Licht reflektieren und gefunden, daß in den nach außen liegenden Zellen Platten vorhanden sind, welche eine große Anzahl kleiner, dicht gedrängter, linsenförmiger Körperchen enthalten. Von diesen eiweißartigen, winzigen Partikelchen wird das Licht und zwar vorzüglich das blaue und grüne zurückgeworfen und dadurch das eigenartige Glänzen und Leuchten bewirkt.

Bei den höheren Pflanzen hat zuerst Frank auf den Blauglanz der Früchte einiger Viburnumarten, vor allem Viburnum Tinus und der Samen aus der Gattung Paeonia, hingewiesen. Hier wird von der Frucht- und Samenschale blaues Licht zurückgeworfen, von ganz ähnlichem Aussehen wie es blau angelaufener Stahl besitzt. Frank erklärte diese Erscheinung mit Fluoreszenz eines Stoffes, der in die Zellmembranen eingelagert sei. Seine wenig beweißkräftigen Untersuchungen regten H. v. Mohl zu einer Nachprüfung der von Frank gemachten Beobachtungen an. Hugo v. Mohl zeigte, daß hier von einer Fluoreszenz keine Rede sein könne, daß vielmehr das Phänomen des trüben Mediums die Ursache des Blauglanzes der Früchte von Viburnum Tinus sei. Fast zu gleicher Zeit und ohne anscheinend die Arbeit Mohl's zu kennen, machte Kny Untersuchungen über den prächtig stahlblauen Glanz, welchen einige Selaginella-Arten, vor allem Selaginella laevigata Wild., auf der Oberseite der Blätter besitzen. Ebenso wie Mohl bei Viburnum Tinus, fand Kny bei Selaginella laevigata, daß hier keine Fluoreszenzerscheinung die Ursache des Blauschimmers sei. Auf Grund seiner Untersuchungen kam er zu dem Resultate, „daß das von der Blattoberseite von Selaginella laevigata zurückgeworfene blaue Licht eine Mischfarbe ist, die durch Interferenz der an den beiden parallelen Grenzflächen der Cuticula reflektierten Strahlen zustande kommt, also auf ähnliche Weise wie die Newton'schen Farbenringe und die glänzenden Farben der Seifenblasen". Gegen diese seine An-

sicht hat jedoch Kny selbst eine Reihe von Einwänden gemacht und die endgültige Lösung der Frage offen gelassen. Weitere Untersuchungen über diesen Gegenstand sind mir nicht bekannt geworden. Hassack und in neuerer Zeit Gertz schließen sich den Ansichten von Kny an und betrachten den Blauglanz als eine Interferenzerscheinung wie dieser. Schimper dagegen ist der Ansicht, daß die Erscheinung des bläulich metallischen Glanzes vieler Blätter höherer Pflanzen noch ganz unaufgeklärt sei.

Kny und Schimper betonen, daß der Blauglanz nicht nur bei den Blättern der Selaginellen auftritt, sondern, wenn auch in viel schwächerem Maße, bei verschiedenen Schattenpflanzen. Tatsächlich ist er eine ungemein verbreitete Erscheinung und zeigt sich an den Blättern der verschiedensten Pflanzenfamilien nicht nur in unseren Gewächshäusern, sondern bei der Mehrzahl der Schattenpflanzen feuchter Wälder in unseren Breitegraden. So beobachtete ich ihn in der Umgegend von München in den Sommermonaten in besonders deutlichem Maße bei Sambucus nigra, Evonymus europea, Crataegus oxyacantha, bei Rubus- und Scrofularia-Arten, bei Ajuga reptans, Mercurialis perennis. Viel schwächer tritt er auf bei Tilia, Fagus, Corylis, Carpinus, Berberis, Plantago media, Fragaria vesca, Primula elatior, Galeobdolon luteum, Chrysosplenium alternifolium, Lysimachia vulgaris, bei Viola- und Pirolaarten, bei vielen Umbelliferen u. a.

Bei manchen unter ihnen, vor allem aber bei vielen Gewächshauspflanzen führt er nur den stärkeren Blattrippen entlang, während er der übrigen Lamina fehlt.

Da sich die Ansichten von Frank, H. v. Mohl und Kny über die Entstehung des Blauglanzes, wie wir gesehen haben, widersprechen, und von ihnen auch nur ein beschränktes Material zur Untersuchung gelangte, so versuchte ich mit einer größeren Anzahl von Objekten dieser Frage näher zu treten.

Als Ausgangsmaterial benutzte ich wie Kny die Blätter von Selaginella laevigata, und vor allem auch Selaginella caesia, wo die Erscheinung am deutlichsten auftritt und mir aus dem Münchener botanischen Garten hinreichendes Material zur Verfügung stand.

Der Blauglanz tritt hier gewöhnlich erst in einiger Entfernung von der Terminalknospe auf, ist jedoch bereits vorhanden, ehe die Blätter ihre volle Größe erreicht haben. Am ausgewachsenen Blatte ist er bei S. caesia gewöhnlich gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt, während er bei S. laevigata am intensivsten am basalen Teile und

in der Nähe der Blattrippen vorkommt, gegen den Blattrand zu aber allmählich abnimmt oder auch ganz fehlt.

Bei älteren Sprossen verschwindet er häufig auch ganz, die Blätter erscheinen normal grün, wie die anderer Selaginella-Arten, oder aber das Blau verwandelt sich in violett bis rot. Beobachtet man solche blauglänzende Blätter unter dem Mikroskop bei auffallendem Lichte, so zeigt sich, daß der Blauglauz von lauter einzelnen voneinander getrennten Punkten ausgeht, die je einer Zelle entsprechen.

Läßt man Blätter von S. laevigata oder S. caesia eintrocknen, so verschwindet der Blauglanz allmählich. Trockene Blätter sind rein dunkelgrün gefärbt. In Alkohol gelegte Blätter verlieren ihren Blauglanz sehr bald. Bringt man sie hierauf in Wasser und trocknet sie auf der Oberfläche ab, so erscheint er wieder, wenn auch gewöhnlich um vieles schwächer. Behandelt man Blätter mit Blauglanz mit Kalilauge, so verschwindet er bald für immer, in verdünnter Salzsäure hält er sich dagegen solange, bis der Chlorophyllfarbstoff zersetzt und braun geworden ist.

Flächenschnitte, welche den oberen etwas emporgewölbten Teil der Epidermis von der unteren das Chlorophyll enthaltenden Partie abtrennen, zeigen, daß bei auffallendem oder sehr schwach von unten her durchdringenden Lichte der Blauglanz von der Epidermis oder Cuticula ausgeht. Bei stärkerer Beleuchtung von unten verschwindet er vollkommen. Am stärksten tritt er in der mittleren Partie jeder Zellaußenwand sowie vor allem auch in den wellenförmigen Ausbuchtungen der Epidermiswände auf, um gegen den Rand zu allmählich abzunehmen.

Auch die Membranen der unteren Epidermis und des inneren Blattgewebes zeigen beim Trocknen grüne, rote und gelbe Reflexionsfarben, während sie frisch nur weißes Licht zurückwerfen, ebenso die obere und untere Epidermis rein grüner Selaginella-Arten wie S. Martensii. Sie treten überhaupt bei allen zarten Membranen während des Austrocknens auf, sind aber von so schwacher Farbwirkung, daß sie hier sicherlich keine Rolle spielen können.

Bedeutend näher kommt man der Lösung der Frage, wenn man solche Flächenschnitte anstatt sie ins Wasser zu legen und mit dem Deckglas zu bedecken, in frischem Zustand ohne Benetzung auf eine dünne Wasserschicht des Objektträgers bringt und so unter dem Mikroskop betrachtet. In diesem Falle zeigt sich dann, daß die ganze mittlere Partie der Epidermis jeder Zelle aus einer im Vergleich zum übrigen Teil viel stärker lichtbrechenden Masse besteht. In dieser Masse

eingebettet findet man bei stärkerer Vergrößerung größere oder kleinere Körnchen, die eine blaue Farbe in intensivem Maße reflektieren und als die eigentlichen Erreger des Blauglanzes angesehen werden müssen.

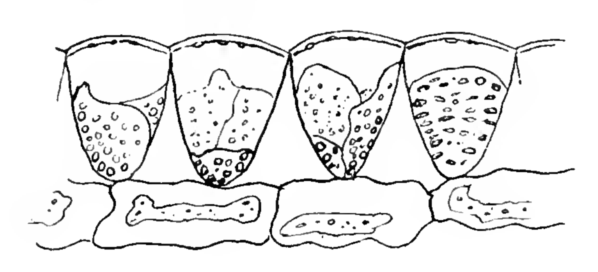


Fig. 1. Querschnitt durch das Blatt von Selaginella laevigata.

Der Querschnitt durch ein Blatt von Selaginella laevigata zeigt diese Körperchen deutlich in der äußeren Epidermiswand eingelagert und zwar unterhalb der Cuticula in dem aus reiner Zellulose bestehenden Teil. Oftmals ragen sie über dieselbe noch etwas heraus ins Innere der Zelle, als wären sie der Wand nur angelagert. Sie werden beim Schneiden leicht losgelöst und schwimmen dann mit Fetzen der umliegenden Epidermiswand frei im Präparate. Bei Selaginella caesia sind die Verhältnisse ganz ähnlich. Hier ist der Blauglanz hauptsächlich auf die Mitte der nach außen liegenden Epidermiswände beschränkt. Auf dem Querschnitt zeigt sich, daß dieser mittlere Teil jeder Epidermiszelle eine kuppenförmige Hervorragung darstellt, in deren Innenseite die gleichen Knötchen sitzen wie bei S. laevigata, doch gewöhnlich in viel größerer Anzahl.

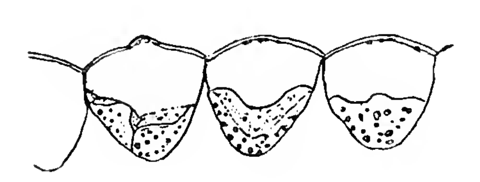


Fig. 2. Querschnitt durch die Epidermiszelle von Selaginella caesia.

Diese Körper sind zwar ebenfalls lichtdurchlässig, wie die übrige Zellmembran, zeigen aber eine andere Dichte und ein anderes Lichtbrechungsvermögen. Wachs konnten die eingelagerten Körper nicht sein, denn sie schmolzen weder in kochendem Wasser, noch beim trockenen Erhitzen, noch trat beim Erwärmen in mit Alkanna rotgefärbtem Öle eine Farbstoffspeicherung ein. Kieselsäure kommt zwar bei den beiden Selaginella-Arten in der Zellwand eingelagert vor, doch in allen Membranen ziemlich gleichmäßig, und tritt auch bei anderen Arten auf, die keinen Blauglanz zeigen, was schon früher Gibson nachgewiesen hat. Gegen cc. Schwefelsäure verhalten sich die blauglänzenden Partien namentlich bei Flächenschnitten sehr widerstandsfähig. Dagegen verschwindet der Blauglanz bald für immer, wenn solche Schnitte mit Kalilauge behandelt werden. Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure färben die blauglänzenden Partien gelbbraun, doch tritt die Färbung gewöhnlich später auf, als bei der übrigen Cuticula und der Farbenton ist ein etwas anderer als bei dieser.

Es sind also diese Körnchen Kutinkörnchen, welche in die Zellulosepartien der Epidermiswand eingelagert sind und ein von dieser verschiedenes Lichtbrechungsvermögen zeigen. Wir haben es hier also

weder mit der Interferenzwirkung dünner Blättchen noch mit fluoreszierenden Stoffen zu tun, sondern mit Einlagerungen in die Epidermis. Es ist ferner die Vermutung H. von Mohls, der ebensowenig wie Kny diese Körperchen selbst bemerkte, richtig. die er bei seinen Untersuchungen der Früchte von Viburnum Tinus gewann, daß es sich bei dem Auftreten des Blauglanzes um die Erscheinung des trüben Mediums handle. Unter einem farblos trüben Medium versteht man ein Gemenge zweier oder mehrerer ungefärbter, durchsichtiger Materien von solcher Art, daß man die einzelnen Teilchen der verschiedenen Stoffe wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit nicht mehr voneinander unterscheiden kann. Solche trübe Medien ergeben sich vor einem dunklen Hintergrunde je nach der Dicke der Schicht blau oder bläulich. Es werden hier nämlich durch diffuse Reflexion von den durch die Membran gehenden Lichtstrahlen hauptsächlich die kurzwelligen Strahlen, also vor allem die blauen und violletten geschwächt und zurückgeworfen, während die langwelligen roten am leichtesten durch die Membran hindurchgehen. Diese reflektierten blauen Strahlen sind es nun, welche den Blauschimmer bei den Pflanzen hervorrufen. Die eingelagerten Kutinkörper brechen das Licht in anderer Weise als die sie umgebende Zellulose. Zwar sind sie selbst wohl zu groß, um als einzelnes Körperchen wirken zu können. Doch ist anzunehmen, daß sie einerseits wiederum aus winzigen Einzelkörperchen umgeben von Zelluloseteilchen bestehen, andererseits ihre Ränder diese Erscheinung hervorrufen. Auf gleiche Weise kommt bekanntlich die Farbe des Himmels, das Blau von Rauchnebeln, von dünnen Emulsionen, wie die einer alkoholischen Mastixlösung in Wasser zustande. Ändert man die dunkle Unterlage eines trüben Mediums, hier also z. B. durch Extraktion des Chlorphyllfarbstoffes mit Alkohol durch eine helle, so werden die blauen Strahlen durch die reflektierten weißen verdeckt und treten nicht mehr in Erscheinung. Legt man nun zarte Flächenschnitte solcher extrahierter Blätter auf einen dunklen Hintergrund, z. B. schwarzes Papier, und beleuchtet von oben, so tritt der Blauschimmer sofort wieder auf um beim Wechsel mit einem weißen wieder zu erschwinden. Durch diese Erklärung finden auch die Bedenken Kny's gegen seine Theorie ihre Lösung. Legt man Flächenschnitte von Selaginella laevigata in Glyzerin, so wird das in der Membran imbibierte Wasser ganz oder teilweise durch ein anderes von ganz ähnlichem, optischen Verhalten ersetzt, der Blauglanz bleibt erhalten. Beim Austrocknen blauglänzender Blätter wird dagegen die ganze Membran mehr oder weniger lichtundurchlässig und die Erscheinung vermag erst wieder bei erneuter Imbibition mit Wasser auf-

zutreten. Das gleiche sieht man bei den blauglänzenden Paeoniensamen. Mit dem Grade der Austrocknung verändert sich der Blauglanz in ein tiefes Schwarz um wieder aufzutreten, wenn die Samen längere Zeit im Wasser gelegen haben.

Auch bei allen übrigen Pflanzen, die ich ihres Blauglanzes wegen untersuchte, konnte die Ursache desselben auf die unregelmäßige Dichte der Epidermiswände und damit auf die Erscheinung des trüben Mediums zurückgeführt werden. Man kann hier zwei Fälle unterscheiden, zwischen denen jedoch alle Übergänge auftreten können. In dem einen Falle haben wir es mit körnigen Einlagerungen in den Wänden zu tun, ähnlich wie bei den beiden untersuchten Selaginella-Arten. Im zweiten Falle aber sind es zarte, streifen- oder riefenförmige Verdickungen, welche die Epidermiswände durchziehen und den Blauglanz hervorrufen.

Körnige Einlagerungen in den Membranen finden wir z. B. bei den bereits von Frank und H. v. Mohl untersuchten Früchten von Viburnum Tinus und den Samen verschiedener Päonien-Arten. Bei Viburnum Tinus sind die blaues Licht in hohem Maße reflektierenden Körnchen besonders groß und zahlreich. Auch die Seitenwände der Epidermiszellen reflektieren Blaulicht infolge unregelmäßiger Verdickungen.

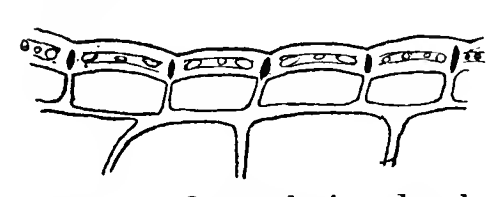


Fig. 3. Querschnitt durch die Epidermis der Fruchtschale von Viburum Tinus nach Behandlung mit Kalilauge. Die Kutinkörper sind gequollen.

Auf dem Querschnitt durch die äußere Epidermiswand bemerkt man zwischen der äußersten kutinisierten Partie und der nach innen liegenden die eingelagerten Körperchen, welche bei Zusatz von Kalilauge stark aufquellen und dadurch deutlicher sichtbar werden. Chlorzinkjod färbt zuerst die eigentliche Cuticula gelb, etwas später die Einlagerungen. Der Inhalt der Zellen besteht aus blauschwarzem Anthocyan und wirkt in vorzüglichem Maße als dunkler Hintergrund. Bei den blauglänzenden Samen von Paeonia peregrina sind die reflektierenden Kutinmassen hauptsächlich am Rande der Epidermiszellwände ringförmig angeordnet. Oft auch sind es deutlich voneinandergetrennte Körner, die gegen die Mitte zu kleiner werden. Auch die Seitenwände sind von den das blaue Licht reflektierenden Massen erfüllt. Die dunkle Unterlage wird hier von braunschwarzen, in die Zelle eingelagerten Stoffen erzeugt. Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei den metallisch bläulich glänzenden Samen von Anthericum ramosum. Bei dem Schattenblatt von Forsythia suspensa sind diese Einlagerungen ebenfalls deutlich in den Zellulosepartien der Epidermiswände zu beobachten und färben sich gleich der Cuticula mit Jod und Schwefelsäure

gelb. Bei Elatostemma sessile sind neben kleineren Körperchen oftmals größere vorhanden, die ein blaues Zentrum und einen helleren Hof besitzen. Bei Strobilanthus glomeratus sind außer in den Epidermiswänden auch in die Haarmembranen Kutinknötchen eingelagert, die in gleicher Weise blaues Licht reflektieren. Asarum europaeum hat ähnlich wie Selaginella caesia auf dem obersten Punkt der emporgewölbten Epidermiszellen eine knorpelige Verdickung, von der aus nach allen Seiten hin unregelmäßige Knötchen und Körnchen verlaufen. Ähnlich verhalten sich die Einlagerungen im Schattenblatt von Galeobdolon luteum. Bei Glechoma hederacea kommen neben Körnchen und Knötchen oftmals blauschimmernde Membranverdickungen in den Seitenwänden vor, die eine deutliche Schichtung zeigen. Auch langhingezogene Verdickungsstreifen treten in den Außenwänden auf, die blauglänzende Ränder besitzen. Diese Verdickungsstreifen sind von gleicher Beschaffenheit wie die eingelagerten Körnchen und finden sich bei einer ganzen Reihe von Pflanzen mit blauglänzenden Blättern. Sehr deutlich ausgebildete Blaustreifen hat Sambucus nigra, Ajuga reptans, Heracleum Spondylium, Dioscorea-Arten usw.

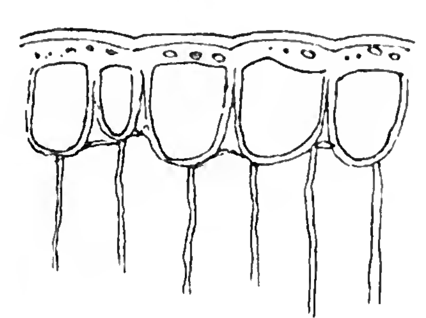


Fig. 4. Querschnitt durch die Epidermis von Forsythia suspensa.

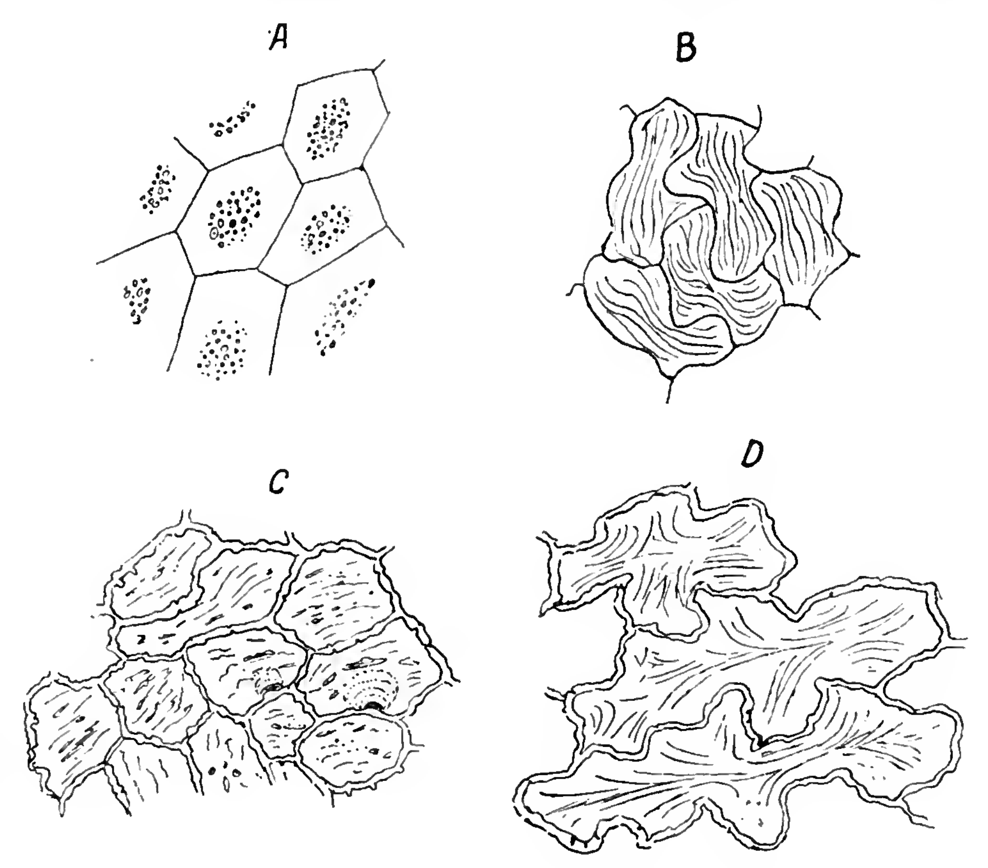


Fig. 5. Flächenschnitte von Epidermiswänden von oben gesehen. *A* von Euonymus europaea, *B* von Lysimachia vulgaris, *C* von Glechoma-hederacea, *D* von Sambucus nigra.

Kny und vor allem Berthold haben den Blauglanz der erwähnten Algen ebenfalls auf winzige Körperchen zurückgeführt, die hier jedoch im Plasma eingebettet sind. Es darf wohl vermutet werden, daß es sich hier ebenfalls um die Erscheinung des trüben Mediums als letzte Ursache handle. Zu einer solchen Nachprüfung fehlte mir

jedoch leider das Material. Wie bereits erwähnt wurde, tritt das trübe Medium nur vor einem dunklen Hintergrund, also bei blauglänzenden Blättern vor dem Chlorophyll auf und verschwindet daher bei der Extraktion des Blattgrüns durch Alkohol. Macht man jedoch von solchen extrahierten Objekten Flächenschnitte von der Epidermis und beobachtet sie über einem dunklen Hintergrund von oben, so zeigt sich, daß sie auch jetzt noch blaues Licht reflektieren. Doch ist es notwendig, daß solche Blätter nach der Behandlung mit Alkohol einige Zeit in Wasser gelegt und dann auf der Oberfläche abgetrocknet werden. Der Alkohol wirkt im Innern der Zellmembran optisch in anderer Weise als das Wasser. Ähnlich wie Alkohol wirken auf die blauglänzenden Blätter andere Stoffe, welche den dunklen Hintergrund, das ist in diesem Falle das Chlorophyll, verändern, wie Chloralhydrat-, Sublimat-, Osmiumsäurelösungen oder Formalindämpfe. Taucht man frisch abgeschnittene Sprosse von Selaginella caesia oder S. laevigata mit der Schnittfläche in eine wäßrige Eosinlösung, so steigt diese sehr rasch bis in die Spitzen der Blätter und verdeckt den Chlorophyllstoff ganz oder teilweise. Bei solchen rotgefärbten Blättern ging das Blau in ein glänzendes Rot über, während in der Nähe der Blattränder, wo der Farbstoff nur schwer vordringen konnte, ein violetter Mischton erzielt wurde.

All die Beobachtungen beweisen, wie sehr die Unterlage bei dem Zustandekommen des Blauschimmers beteiligt ist. Nun ist es eine allgemeine Tatsache, daß die Schattenpflanzen durch ein ganz besonders intensives Dunkelgrün des Chlorophyllfarbstoffes ausgezeichnet sind. Manche ausgewachsenen Blätter solcher Schattenpflanzen, wie z. B. die von Elatostemma sessile, Ajuga reptans, Mercurialis perennis, Strobilanthus glomeratus, erscheinen oftmals fast blauschwarz. Daß diese dunkle Färbung nicht allein von der Lage und Zahl der Chlorophyllkörper, von der Beschaffenheit der Außenmembran und der Interzellularen bedingt wird, zeigt die einfache Betrachtung auf dem Querschnitt. Extrahiert man solche Schattenblätter mit Alkohol, so bemerkt man, daß diese Lösungen selbst in bedeutender Verdünnung einen blaugrünen Farbenton besitzen, der sie wesentlich von dem aus lichtliebenden Pflanzen unterscheidet. Es lag nun die Vermutung nahe, ob nicht ein bestimmter Stoff dem Chlorophyll beigemengt sei, der den blauen Farbenton bedinge. Eine Reihe von Versuchen mit den verschiedensten Lösungs- und Trennungsmitteln führte jedoch zu keinem greifbaren Resultat. Dagegen sprechen alle Beobachtungen dafür, daß es sich bei den verschiedenen Färbungen der Chloroplasten nur um einen prozentualen Unterschied in der Zusammensetzung handle, daß also bei den Schattenblättern der

blaugrüne Anteil des Rohchlorophylls gegenüber dem reingrünen und gelben vorherrscht. Dies zeigt vor allem auch der Aufbau der Chlorophyllkörper von solchen Schattenpflanzen. Ohne hier auf die sich noch vielfach widersprechenden Ansichten über den Bau derselben im allgemeinen einzugehen, möchte ich mich auf meine eigenen Beobachtungen, hauptsächlich auf die von Selaginella laevigata und S. caesia, beschränken. Die Chlorophyllplatten der Epidermiszellen liegen hier bei im Schatten gewachsenen Exemplaren an den beiden Seitenwänden und berühren sich mit dem einen Ende am Grunde der Zelle. Eine der beiden Platten ragt etwas mehr nach oben an die äußere Epidermiswand heran, anscheinend zur besseren Lichtausnutzung, und besitzt an dieser Stelle besonders deutliche blaugrüne Grana in einer helleren Grundsubstanz eingebettet. Behandelt man Blätter dieser beiden Pflanzen mit Stoffen, welche den Chlorophyllkörper abtöten, wie Formalin- oder heiße Wasserdämpfe, Alkohol, Pikrinsäure usw., so kann man beobachten, wie schon nach kurzer Zeit die blaugrünen Grana aus dem Chlorophyllkörper heraustreten und sich im Plasma der Zelle zu größeren schwarzblauen Tropfen vereinigen. Dieses Heraustreten der Grana hat schon Pringsheim und später Bredow beobachtet.

Verwendet man Kalilauge, so vergrößert sich der Chloroplast durch Quellung und man sieht, wie die austretenden Grana als langgestreckte Flüssigkeitstropfen aus Poren oder Gängen herausdringen, die bis in die Mitte der Grundsubstanz des Chlorophyllkörpers reichen. Auch bei der Behandlung von Querschnitten mit wäßriger Pikrinsäurelösung lassen sich diese Verhältnisse in den meisten Fällen sehr deutlich beobachten. Die ausgetretenen Grana sind von dicköliger Beschaffenheit, und werden nur vom lebenden Chloroplasten festgehalten. Bei seinem Absterben durch Austrocknung oder infolge von Giften werden sie förmlich herausgepreßt. Die Grundmasse ist hellgrün bis fast gelb, ihr Farbstoff ist anscheinend in fester Form eingelagert und löst sich etwas später in Alkohol als die Grana.

Auch bei den anderen dunkelgrünen Schattenpflanzen läßt sich der dunkle Farbton auf Einlagerung von blaugrünen Granis in eine hellere Grundsubstanz zurückführen. Doch sind sie bei manchen Arten manchmal weniger scharf abgegrenzt, da vielleicht die Poren, in denen sie sitzen, sehr klein und in großer Anzahl vorhanden sind, so daß sie nicht einzeln deutlich genug hervortreten.

Diese blaugrünen oder fast blauen Grana geben also dem Chlorophyllkörper seine dunkle Färbung und bewirken bei den blauglänzenden Blättern den dunklen Hintergrund. Wenn unter bestimmten Umständen

die Chlorophyllunterlage von dunkelgrün zu hellgrün übergeht, so verschwindet der Blauglanz der Blätter. Macht man von solchen Blättern Flächenschnitte, so zeigt sich, daß auch in diesem Falle noch von den Einlagerungen der Epidermiswände blaues Licht reflektiert wird, wenn gleich gewöhnlich aus später zu erörternden Gründen in schwächerem Maße. Die vom Chlorophyll reflektierten hellgrünen Strahlen verdecken aber denselben und lassen ihn nicht für unser Auge in Wahrnehmung treten. Es kann daher auch die Epidermis von nicht blauglänzenden Blättern Blauglanz besitzen, der nur zu schwach ist, um in Erscheinung zu treten. Einen solchen Fall sehen wir bei Selaginella helvetica. Diese Pflanze zeigt selbst in monatelanger Schattenkultur keinen oder einen doch nur geringen Blauglanz auf den Blättern. Macht man jedoch Flächenschnitte, welche die obere Epidermiswand treffen, so sieht man in der Wand einer jeden Zelle drei oder bei größeren Zellen auch vier jener Kutinknoten eingelagert, welche bei auffallendem oder schwach von unten durchfallendem Lichte prächtig blau aufleuchten. Sie sind je nach Form und Größe der Zelle verteilt, so daß sie die Zelle möglichst gleichförmig beherrschen. Daß hier trotzdem für das unbewaffnete Auge der Blauglanz nicht in Erscheinung tritt, rührt jedenfalls daher, daß einerseits das Chlorophyll heller gefärbt ist, andererseits die Zellen nicht wie bei der Mehrzahl der vorbeschriebenen Fälle mit deutlichem Blauglanz isodiametrisch, sondern unregelmäßig langgestreckt und nicht emporgewölbt sind. Die konzentrierende Linsenwirkung fehlt bei Selaginella helvetica und die reflektierten blauen Lichtstrahlen, obwohl sie ebenso vorhanden sind wie bei den früher beschriebenen Selaginella-Arten, werden von anderen Strahlengattungen verdeckt.

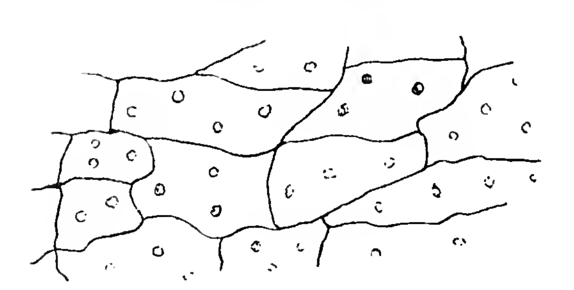


Fig. 6. Flächenschnitt der Epidermis von Selaginella helvetica mit Kutinknötchen von oben gesehen.

Das Auftreten des Blauglanzes ist eng an einen feuchten, schattigen Standort gebunden.

Pflanzen der gleichen Art an trocknen, sonnigen Standorten gewachsen, hatten den Blauglanz nicht, während ihn in nächster Nähe befindliche, aber gut beschattete in schönster Weise zeigten. Bei einem in der Sonne stehenden Strauche von Sambucus nigra war ein Ast von einer Fichte beschattet und nur an diesem Aste zeigte sich der Blauglanz auf den Blättern. Bei einem Strauche von Forsythia suspensa im Münchener botanischen Garten besaßen nur die Blätter, die gegen die Nordseite zu standen und von jüngeren Ästen beschattet waren,

einen solchen, während die Blätter der Sonnenseite hellgrün und matt erschienen. Pflanzen von Pentas carnea mit prächtigem Blauschimmer verloren ihn, sobald sie aus einem feuchten, schattigen Gewächshaus in ein sonniges, trocknes verbracht wurden. Knollen von Dioscorea macroura und Dioscorea Batatas hatten in einer dunklen Nische des Viktoriahauses ausgetrieben. Obgleich bei diesen Pflanzen sonst niemals ein Blauschimmer zu beobachten war, leuchteten sie hier mit blauem Lichte aus der dunklen Nische hervor. In hellere Beleuchtung gebracht, verschwand nach wenigen Tagen das blaue Licht auf ihren Blättern. Eine ganze Reihe ähnlicher Beobachtungen ließe sich noch anführen, die alle bestätigen, daß in erster Linie den Schattenpflanzen der Blauglanz zukommt[1]). Neben der Chlorophyllunterlage spielt auch der Wassergehalt der Epidermiswände bei dem Zustandekommen des Blauglanzes eine gewisse Rolle. In trockner Luft wird die Epidermisaußenwand matt und der Blauglanz nimmt immer mehr ab.

Zur näheren Untersuchung dieses Einflusses äußerer Verhältnisse auf das Auftreten und Verschwinden des Blauglanzes wurde eine Reihe von Versuchen angestellt. So kultivierte ich Pflanzen von Selaginella laevigata, Selaginella caesia, Elatostemma sessile und Pentas carnea $1^1/_2$ Monate in Dunkelheit aber feucht. In dieser Zeit etiolierten Elatostemma und Pentas, während bei den beiden Selaginella-Arten weder ein Etiolement noch eine Änderung ihres Blauglanzes eintrat.

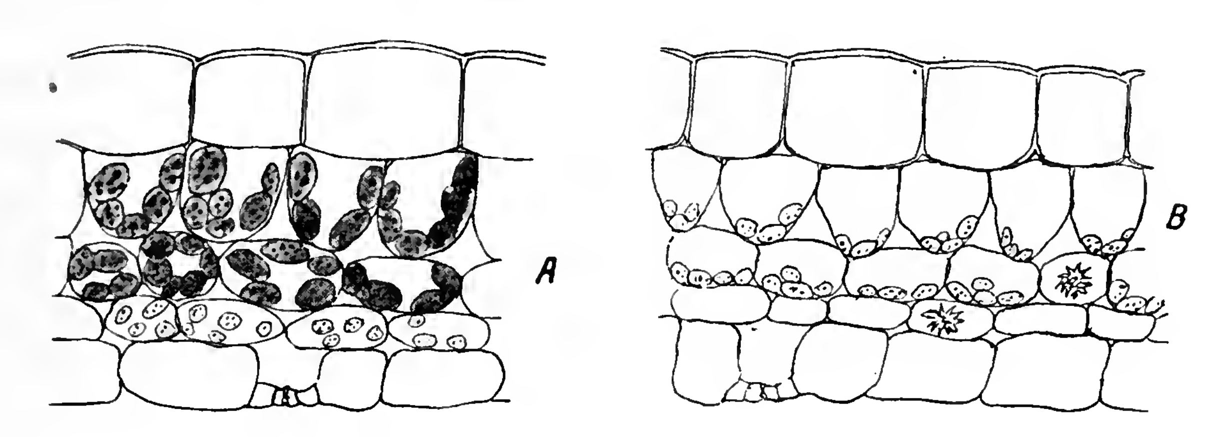


Fig. 7. Querschnitt durch das Blatt von Elatostemma sessile. *A* normales, im Schatten gewachsenes Blatt, *B* etioliertes Blatt.

Der Querschnitt durch das Blatt der etiolierten Elatostemma-Pflanze zeigte, daß zwar die Größe der Chloroplasten im Vergleich zu einer Normalpflanze abgenommen hatte und ebenso die Zahl, daß aber

1) So ist es nach gütiger Mitteilung von Herrn Prof. Goebel auch bei einer Anzahl von Farnen, z. B. Trichomanes Leprieurii (und anderen Arten), Davallia speluncae und besonders bei der durch ihr tiefes glänzendes Blau auffallenden Gymnopteris metallica, welche in Ceylon in sehr schattigen Wäldern wächst. Lomaria nigra fand Herr Prof. Goebel in Neuseeland in sehr schattigen Schluchten; die Blätter sind so dunkelgrün, daß sie fast schwarz erscheinen.

trotz der langen Dunkelkultur die blaugrünen Grana im Chlorophyllkorn sich erhalten hatten. Die unterste Partie des Schwammparenchyms besitzt im normalgewachsenen Blatt hellgrüne Chloroplasten mit geringer Granaausbildung, im etiolierten Blatt waren dieselben vollständig verschwunden.

Kultiviert man Pflanzen der gleichen Arten am intensiven Sonnenlicht und in trockener Luft so verschwindet der Blauglanz früher oder später ganz. Zugleich tritt bei den beiden Selaginella-Arten eine Änderung der Farbe ein. Ihre grünen Teile werden allmählich violett und schließlich ziegelrot, indem sich die Chloroplasten in rote Farbstoffträger umwandeln.

Schimper und später Molisch haben diese Erscheinung der Rotfärbung der Chlorophyllkörper bei einer Reihe von Pflanzen untersucht und letzterer hat gezeigt, daß sie durch ein Karotin bedingt wird, das in Form von roten Tröpfchen in die Chloroplasten eingelagert ist. Außerdem fand Molisch, daß die Rotfärbung eine Folge intensiver Beleuchtung sei, die bei darauffolgender Verfinsterung verschwindet und bei neuer starker Beleuchtung abermals auftritt.

Untersucht man nun Pflanzen, die zwar feucht, aber doch nicht besonders stark beschattet waren, so zeigt sich, daß die ganz jungen Blätter die gleichen Chromatophoren mit roten Granis besaßen, obwohl dieselben noch kaum die halbe Größe erreicht hatten. Hier kann man auch sehen, daß sich die eingelagerten roten Grana bei der Weiterentwicklung in blaugrüne Tröpfchen umzuwandeln vermögen und daß zwischen beiden Körpern, dem blaugrünen und roten, ein enger, chemischer Zusammenhang bestehen müsse. Setzt man solche an der Sonne rotgewordene Pflanzen in den Schatten, so geht das Rot, wie schon Molisch zeigte, in das normale Blaugrün über und der Blauglanz tritt von neuem auf.

Um nun zu prüfen, ob das Licht oder die Trockenheit die eigentliche Ursache der Umwandlung der Chloroplasten in rote Chromatophoren ist, wurden Pflanzen von Selaginella caesia und S. laevigata dunkel, aber sehr trocken kultiviert. Trotzdem nun die Trockenheit soweit getrieben wurde, daß die Pflanzen abzuwelken begannen, trat keine Umwandlung von Blaugrün zu Rot ein. Doch wurde das Grün heller und der Blauglanz nahm infolge der geringen Imbibition der Epidermiswände mit Wasser in hohem Maße ab. In einigen Fällen verschwand er vollkommen. Außerdem wurden Pflanzen in feuchter Atmosphäre während der Sommermonate dem grellen Sonnenlichte unter Glasglocken ausgesetzt. Die Pflanzen behielten auch in der starken Beleuchtung ihre blaugrüne Farbe und ihren Blauschimmer in gleicher Weise bei, wie

in Schattenkulturen. In einem Falle nur wurde die ganze Pflanze plötzlich in wenigen Tagen rot. Hier zeigte sich aber, daß infolge zu starken Gießens und Mangel an Durchlüftung des Bodens die Wurzeln größtenteils abgefault waren. Als ich diesem Übelstande abgeholfen hatte und die Pflanze neue Wurzeln gebildet hatte, wandelten sich die roten Blätter trotz des starken Sonnenlichtes wieder langsam in blaugrüne um.

Ferner wurden zwei blauglänzende Sprosse von Selaginella caesia ohne sie von der Mutterpflanze loszutrennen in Glaskolben eingekittet, deren unterer Teil mit Chlorkalzium beschickt war. Der eine davon wurde nun der direkten Sonne ausgesetzt, der andere stark beschattet. Der beschattete Zweig blieb, wenn auch unter Verlust seines Blauglanzes und seiner tieferen Färbung, in der trocknen Atmosphäre grün, der andere verwandelte bald seine Farbe in rot. Mit Selaginella helvetica, bei welcher ähnliche Rotfärbung eintritt, machte ich ebenfalls Versuche in trockner und feuchter Luft im Licht und im Schatten. Hier zeigte sich das gleiche Ergebnis. Doch war eine mehrere Wochen währende Beleuchtung und ein hoher Grad von Trockenheit nötig, ehe Rotfärbung eintrat. Auch war diese Umwandlung keine so vollkommene, wie sie in der Natur häufig zu beobachten ist. Um die Art der Lichtstrahlen einigermaßen festzustellen, welche die Rotfärbung der Selaginella-Blätter hervorrufen, wurden Pflanzen von Selaginella caesia über ein halbes Jahr unter gelben, roten und blauen Glasglocken kultiviert. In rotem und gelbem Licht waren während der Sommermonate ebenso wie bei direktem Sonnenlicht die Sprosse nicht flach ausgebreitet, sondern ihre Blätter konstant nach aufwärts gebogen. Zugleich trat hier an vereinzelten Sprossen Rotfärbung auf, während unter der blauen Glasglocke an einem Zweige Etiolement sich zeigte, niemals aber Umwandlung der Chloroplasten in rote Chromatophoren. Der Blauglanz dagegen hielt sich unter dem Einfluß der verschiedenen Lichtarten gleich gut.

Rasch und bequem lassen abgeschnittene mit gutentwickelten Wurzelträgern ausgestattete Sprosse von Selaginella caesia ihre blaugrüne Farbe in eine rote umwandeln, wenn man sie mit ihrer Schnittfläche ins Wasser steckt und hierauf der Sonne aussetzt. Sie gedeihen so auch in trockner Luft vorzüglich und bilden an ihren Wurzelträgern ein dichtes Netz von Wurzeln. Änderung oder Mangel an bestimmten Nährsalzen brachte bei diesen Wasserkulturen keinerlei Umwandlung ihrer roten Chromatophoren zustande. Wurden jedoch solche frisch angesetzten Wasserkulturen im Dunkeln gehalten, so verwandelte sich das Blaugrün in ein helleres Grün und nicht in Rot, der Blauglanz verschwand und schließlich ging die Pflanze zugrunde.

Die Rotfärbung beginnt gewöhnlich an den Blatträndern und an der Spitze oberhalb der Gefäßendigungen. Zugleich weichen die Chlorophyllplatten der Epidermiszellen, die bei den Schattenblättern dicht aneinandergelagert die untere Hälfte bedecken, an die Seitenwände, so daß das senkrechte Sonnenlicht ungehindert in die unteren Blattpartien zu treten vermag. Bei andauernder Beleuchtung, namentlich bei alternden Sprossen, tritt außerdem ein Zerfall der roten Chromoplasten ein, sie teilen sich, werden kleiner, rundlich, das Stroma ist farblos, die Grana sind tief ziegelrot.

Diese Umänderungen erinnern sehr an die Umwandlungen, welche die Chloroplasten bei einer Reihe von Pflanzen im Winter erfahren. Es tritt nämlich bei Selaginella helvetica, beim Epheu, bei der Alpenrose, bei verschiedenen Koniferen und anderen Pflanzen mit ausdauerndem Laube in mehr oder weniger hohem Maße eine ganz ähnliche Rotfärbung auf, die teils auf Wirkung des Sonnenlichtes, teils auf Einfluß der Kälte, teils auf beide Faktoren zusammen zurückgeführt wird. Nun haben wir gesehen, daß bei Selaginella helvetica sich die gleiche Rotfärbung der Chloroplasten auch im Sommer durch Trockenheit und starke Beleuchtung erzielen lasse. Es ist daher anzunehmen, daß auch in den übrigen Fällen die Wirkung der Kälte darauf zurückzuführen ist, daß durch Gefrorensein des Bodens die Wurzeln nur in ungenügender Weise Feuchtigkeit aufzunehmen imstande sind. Infolgedessen vermögen die Sonnenstrahlen bei diesen ausdauernden Blättern auch im Winter die Chloroplasten in rote Chromatophoren umzuwandeln, ähnlich wie es im Sommer bei Selaginella caesia und S. laevigata geschieht.

Diese Umwandlung der Chloroplasten in rote Chromatophoren kann jedoch nicht in allen Fällen als ein pathologischer Vorgang aufgefaßt werden, der schließlich zum Absterben der Pflanze führen muß. Trocken und hell kultivierte Exemplare von Selaginella laevigata und S. caesia besaßen bereits in ihren jüngsten Blattanlagen an Stelle der Chloroplasten diese roten Chromatophoren, die ohne Veränderung ihrer Farbe heranwuchsen, sich teilten und das ganze Jahr hindurch bestehen blieben. Solche Pflanzen, die also überhaupt kein eigentliches Chlorophyll besaßen, gediehen trotzdem vorzüglich und produzierten in hohem Maße durch Assimilation Stärke, so daß namentlich die Sprosse dicht mit Stärkekörnern erfüllt waren. Es ist daher zur Assimilation das Chlorophyll g r ü n nicht in allen Fällen notwendig, indem das rote Karotin die gleiche Funktion auszuüben vermag. Wahrscheinlich steht es aber doch diesem sehr nahe, da sich beide Farbstoffe so sehr leicht durch Feuchtigkeit und Beleuchtungsänderungen ineinander überführen lassen.

Behandelt man normalgrüne Blätter mit cc. Chloralhydratlösung, so geht das Grün zuerst in ein schmutziges Gelb und dann in eigenartiges Grünblau über. Das gleiche Grünblau entsteht auch bei gleicher Behandlung in den Blättern mit roten Chromatophoren, woraus sich ebenfalls auf eine nahe Verwandtschaft beider Farbstoffe schließen läßt. Wie weit diese Vermutung richtig ist, müßten erst exakte, chemische Untersuchungen beweisen.

Diese Umwandlung der Chloroplasten in rote Chromatophoren stellt, wie wir gesehen haben, nur eine besondere Modifikation der allgemeinen Tatsache dar, daß Licht und Trockenheit auf den Chlorophyllfarbstoff umgestaltend zu wirken vermögen. Diese Umgestaltung kann mit Ausnahme der beschriebenen Fälle, bei denen schließlich rote Chromatophoren auftreten, von Dunkelgrün zu Hellgrün und schließlich zu Gelb, das ist zur vollständigen Chlorose führen. Wiesner u. a. haben schon früher in der Trockenheit des Bodens eine Ursache für die Chlorose gesehen und E. Molz fand, daß „für die Entwicklung der Kältechlorose die Temperatur des Bodens maßgeblicher sei als die der Luft", indem eben im hartgefrorenen Boden die Wasseraufnahme von seiten der Wurzeln bedeutend gehemmt ist. Doch wäre es natürlich verfehlt, in diesen beiden Faktoren allein die Ursache der Chlorose zu suchen. Es ist wohl sicher, daß die Verschiedenartigkeit des Grüns unserer Pflanzen in erster Linie in der verschiedenartigen Zusammensetzung ihres Chlorophyllfarbstoffes zu suchen ist. Diese wiederum wird in vielen Fällen bedingt von der Aufnahmefähigkeit des Wassers und der darin gelösten Stoffe, namentlich der Stickstoffverbindungen, von seiten der Wurzel, von dem Wasservorrat im Boden, von der Transpirationsgröße der oberirdischen Organe und endlich von der Einwirkung des Lichtes. Es ist außerdem anzunehmen, daß die Pflanzen je nach Standort und Lichtverhältnissen sich nicht nur durch Strukturveränderungen anzupassen vermögen, sondern auch durch Veränderung ihres Chlorophyllfarbstoffes. Untersuchungen, inwiefern die Blattfarbe für die Pflanze von Bedeutung und Vorteil ist, konnten äußerer Verhältnisse wegen nur in bescheidenem Maße ausgeführt werden.

Ich legte zu diesem Zwecke Blätter von Schattenpflanzen gleichzeitig mit hellgrünen Lichtblättern der gleichen Art direkt auf photographisches Papier und setzte sie der Sonne aus. Es entstanden so scharfe und deutliche Kopien der betreffenden Blätter, welche zeigten, daß in der gleichen Zeit die hellgrünen Sonnenblätter bedeutend größere Mengen chemisch wirksamen Lichtes hindurch treten ließen, also das photographische Papier stärker schwärzten als die blaugrünen Schatten-

pflanzen. Die gleichen Versuche mit roten Sonnenblättern von Selaginella caesia und S. laevigata und dunkelgrünen Schattenblättern bewiesen ebenfalls die stärkere Lichtabsorption und infolge des Blauglanzes vor allem auch Reflexion der letzteren. Zwar kommen bei der angewandten Methode nur die chemisch wirksamen Strahlen zur Geltung, während die für die Assimilation so wichtigen roten und gelben Strahlen in ihrer Stärke nicht bestimmt werden. Doch sind auch diese chemisch wirksamen Strahlen für das Pflanzenleben von hoher Bedeutung, daß aus dieser einfachen Methode Schlüsse gezogen werden können. So hat Wiesner gefunden, daß es gerade die blauen Strahlen in erster Linie sind, welche die Transpiration in den grünen Pflanzenteilen befördern, während Brown und Escombe auf die enorme Ausnützung des Sonnenlichtes durch die grüne Pflanze bei der Transpiration hingewiesen und gezeigt haben, daß ein viel größerer Anteil der Sonnenenergie in den chlorophyllhaltigen Organen zur Transpiration als zur Assimilation verwendet wird. Wie viel nun bei diesen Schattenpflanzen mit blauglänzenden Blättern auf Rechnung der Reflexion durch die Epidermiswand oder der Absorption durch das dunkelgrüne Chlorophyll zu setzen wäre, bleibt späteren Untersuchungen überlassen. Was die Assimilation betrifft, so ist es bekannt, daß durch eine reichlichere Stickstoffdüngung auch bei Sonnenpflanzen eine dunklere Färbung der Chloroplasten erzielt wird, ohne daß, wie Griffon zeigte, die Assimilation sich erhöhte. Auch stieg dadurch keineswegs die Produktion der organischen Substanz, was Gilbert durch seine Untersuchungen nachwies. Ferner konnte Engelmann konstatieren, daß die tiefgrüne Färbung und der größere Chlorophyllgehalt für die Assimilationsenergie durchaus nicht immer entscheidet.

Sehr gut ließe sich die stärkere Ausbildung des blaugrünen Anteils des Rohchlorophylls und der Blauglanz der Schattenblätter mit den geistreichen Ansichten Stahls über die Anpassung der Laubfarbe an das Himmelslicht in Einklang bringen[1]). Nach diesem Forscher dient der Ausnützung der Strahlengruppen von Rot bis Gelb der ihre Absorption vermittelnde bläulichgrüne Anteil des Rohchlorophylls. Diese roten bis gelben Strahlen sind nun in besonders reichem Maße vorhanden in dem Lichte, das durch ein trübes Medium gegangen, hier

---

1) Leider befanden sich die vorliegenden Untersuchungen bereits im Druck, als die Arbeit von E. Stahl („Zur Biologie des Chlorophylls“, Jena 1909; G. Fischer) in meine Hände gelangte. Es war mir daher nicht möglich, die bedeutenden Ergebnisse dieser Arbeit noch zu berücksichtigen.

also einmal durch die Atmosphäre und dann durch die als trübes Medium wirkende Epidermiswand. Wir hätten also bei diesen Schattenpflanzen besonders deutliche Einrichtungen für die Ausnützung der roten bis gelben Strahlen unter möglichster Ausscheidung der blauen Strahlen. Auf alle Fälle dürfen wir annehmen, daß es sich bei der Ausbildung des Blauglanzes auf den Blättern der Schattenpflanzen um eine Anpassung an den Standort handelt. Denn dafür spricht vor allem der Umstand, daß der Blauglanz bei den Schattenpflanzen der verschiedensten Gruppen eine ganz regelmäßige Erscheinung darstellt. Er tritt an den Zellaußenwänden immer an den dem Lichte am stärksten exponierten Punkten auf, also bei isodiametrischen Zellen im Zentrum. Bei langgezogenen Epidermiszellen verteilt er sich dagegen ziemlich gleichmäßig über die gewölbte Fläche. Bei Selaginella helvetica sind die drei oder vier, blaues Licht reflektierenden Punkte immer so angeordnet, daß das ganze Zellinnere gleichmäßig von ihnen beherrscht wird. Ferner ist zu bedenken, daß der Blauglanz nur dann auftritt, wenn die Membran mit Wasser durchtränkt ist und rasch verschwindet, sobald infolge intensiver Beleuchtung oder geringerer Wasserzufuhr von seiten der Wurzeln eine Abnahme der Transpiration notwendig ist. Es tritt hierbei eine Trübung und damit eine geringere Lichtdurchlässigkeit in der äußeren Epidermiswand auf. Man kann daher zu folgendem Schlusse kommen. Bei den blauglänzenden Blättern der Schattenpflanzen, läßt die obere Epidermisaußenwand infolge ihrer Durchsichtigkeit und geringen Dicke das Licht mit Ausnahme der blauen Strahlen ungehindert ins Innere der Zelle gelangen. Die blauen Strahlen werden durch die in die Epidermiswand eingelagerten Kutinkörperchen reflektiert und gelangen als blauer Schimmer in Erscheinung. Wir haben es daher hierbei mit einer Art Filter zu tun, das die blauen Strahlen teilweise oder ganz zurückhält, dagegen die übrigen Strahlengattungen zur vollkommenen Ausnützung gelangen läßt. Ähnlich hat auch Berthold die Wirkung der Platten in den Zellen der Chylocladien erklärt, welche blaues Licht reflektieren. Er betrachtet sie gleichsam als Vorhänge die bei intensiver Beleuchtung vor der freien Außenfläche der Zelle aufgezogen werden, um einen Teil des auffallenden Lichtes zurückzuwerfen, entweder ohne einen Unterschied zwischen den einzelnen Strahlen zu treffen oder mit ganz bestimmter Auswahl einzelner Strahlengruppen, denen ganz allein der Durchgang verstattet wird.“ Bei den blauglänzenden Blättern der Schattenpflanzen tritt bei dem Auftreten veränderter Bedingungen namentlich durch starke Belichtung und Bodentrockenheit die Regulierung in der Weise ein, daß entweder die ganze Epidermisaußenwand matt

wird, sich etwas trübt oder sich verdickt und dadurch eine Art Lichtschirm für alle Strahlengattungen bildet. Oder aber das darunterliegende Chlorophyll ändert seine Farbe und Zusammensetzung und vermag so das Licht in anderer Weise auszunützen.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Geheimrat Professor Dr. Goebel für das große Entgegenkommen, das er mir bei der Ausführung dieser Arbeit zuteil werden ließ, auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Literaturangabe.

A. de Bary, Über Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Zeitung 1871, Jahrg. XXIX.
G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. 1882.
H. Bredow, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Pringsheim's Jahrb., XXII.
Czapek, Biochemie der Pflanzen. Fischer, Jena 1905.
Th. W. Engelmann, Farbe und Assimilation. Bot. Zeitung 1888.
B. Frank, Fluoreszenserscheinungen als Ursache der Färbungen von Pflanzenteilen. Bot. Zeitung XXV.
Gibbson, Annales of Botany, VII u. XI.
Gilbert, Nature, Vol. XXXIII.
Griffon, Compt. rend., Tome CXXVIII.
Haberlandt, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. Flora 1888.
Hassack, Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter. Bot. Zentralbl. 1886, VII. Jahrg.
Henslow, The origin of plantstructures etc. Journal Linn. Soc., London 1894, XXX.
Kny, Aus den Sitzungsber. der Ges. naturforsch. Freunde. Bot. Zeitung 1871, Jahrg. XXIX, pag. 186.
H. v. Mohl, Über die blaue Färbung der Früchte von Viburnum Tinus. Bot. Zeitung 1870.
M. Mer, De la constitution et des fonctions des feuilles hivernales. Société botanique de France 1876, XXIII.
H. Molisch, Über vorübergehende Rotfärbung der Chlorophyllkörner in Laubblättern. Ber. d. d. bot. Gesellsch., XX.
E. Molz, Untersuchungen über die Chlorose der Reben. Zentralbl. f. Bakt. 1908, XX.
Pringsheim, Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Pringsheim's Jahrb., XII.
E. Ramann, Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. Berlin 1893.
A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper usw. Pringsheim's Jahrb., XII.
Ders., Pflanzengeographie 1898.
E. Stahl, Laubfarbe und Himmelslicht. Naturwissenschaftl. Wochenschr. 1906, pag. 19.
Jul. Vesque, L'espèce vegetale. Annales scienc. nat. Bot. 6, ser. XIII, 1882.
C. Weber, Arbeiten d. bot. Instituts Würzburg, Bd. II.
J. Wiesner, Beobachtungen über die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Zeitung 1871, Jahrg. XXIX.
Ders., Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls. Festschrift der zoolog. bot. Ges. Wien 1876.
Ders., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

Die Richtung der Teilungswand in Pflanzenzellen.

Von **K. Giesenhagen.**

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

In der neuesten Auflage des Bonner Lehrbuchs der Botanik findet sich über das Problem der Anordnung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen die folgende Bemerkung[1]): „Während Sachs die rechtwinkelige Schneidung zum obersten Prinzip des Verlaufs der Scheidewände erhob, suchten Errera und Berthold nachzuweisen, daß die Krümmung und der Ansatz der Scheidewände denselben Gesetzen folge wie bei gewichtslosen Flüssigkeitslamellen. Die Zellmembran habe im Augenblick ihrer Entstehung das Bestreben diejenige Gestaltung anzunehmen, wie eine gewichtslose Flüssigkeitslamelle (etwa aus Seifenwasser) sie unter denselben Bedingungen annehmen würde".

Jost sagt in seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie[2]) nachdem er die ältere einschlägige Literatur diskutiert hat, über den gleichen Gegenstand das Folgende:

„So verlockend also auch auf den ersten Blick die Zurückführung der Zellteilung auf die Gesetze des Gleichgewichtes von Flüssigkeitslamellen ist, so können wir doch dieselbe nicht akzeptieren; wir müssen uns damit begnügen, die große Ähnlichkeit zwischen beiden Erscheinungen hervorzuheben und gestehen, daß uns die Ursachen dieser Übereinstimmung noch ganz unklar sind."

Gegenüber diesen Äußerungen hervorragender Fachgenossen erscheint es mir nicht überflüssig darauf hinzuweisen, daß ich bereits vor Jahren in meinen Studien über Zellteilung im Pflanzenreiche[3]) an der Hand der Beobachtungstatsachen eine mechanische Erklärung für die Richtung der Teilungswand in allen typischen Fällen gegeben habe und zugleich gezeigt habe, wie die nichttypischen Fälle, die den früheren Bearbeitern des Problems so viele Schwierigkeiten bereiteten, sich zwanglos erklären lassen aus den besonderen Umständen, unter denen sie in die Erscheinung treten. Es kann nicht meine Absicht und Aufgabe sein, an dieser Stelle den Gang der Beweisführung zu rekapitulieren, auf die sich meine Anschauung über das Zustandekommen der gesetzmäßigen Scheidewandstellung begründet; ich will nur in Kürze diese Anschauung selber darzulegen suchen, um dem Leser einige auf die-

---

1) Strasburger, Noll, Schenck, Karsten, Lehrbuch d. Botanik, 9. Aufl., pag. 134. Jena 1908.

2) 2. Aufl., pag. 316. Jena 1908.

3) Fr. Grub's Verlag. Stuttgart 1905.

selbe bezügliche Experimente vorführen zu können, die zur Stütze meiner Lehre dienen und vielleicht als Vorlesungsversuche Verwendung finden können. Bezüglich aller Einzelheiten muß ich auf meine oben zitierte, im Buchhandel erschienene Arbeit verweisen.

Die älteren Autoren Hofmeister, Sachs, die sich mit dem Problem von der Richtung der Scheidewände befaßt haben, suchten zunächst nicht nach einer mechanischen Ursache für die Erscheinung, ihnen lag in erster Linie daran, aus den beobachteten Einzelfällen das Naturgesetz zu formulieren, dessen Walten in der erkennbaren Regelmäßigkeit der Zellwandstellung zum Ausdruck kommt. So kam Hofmeister[1]) zu dem Satz: „Die teilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachstums der Zelle", während Sachs[2]) fand, daß die neue Teilungswand sich in der Regel rechtwinkelig an die Mutterzellwand ansetzt.

Auch Berthold und Errera gaben zunächst nur einen prägnanteren Ausdruck für das Naturgesetz, wenn sie behaupteten, daß die Stellung der Scheidewand in jedem Falle der Gleichgewichtslage einer gewichtslosen Flüssigkeitslamelle entspricht, die an der betreffenden Stelle in dem Hohlraum der Mutterzelle ausgespannt wäre. Verlockt durch die volle Übereinstimmung der Zellwandstellung mit den von dem Physiker Plateau und seiner Schule rechnungsmäßig entwickelten Gesetzen für die Gleichgewichtslage solcher Flüssigkeitshäute ging aber Errera weiter, indem er ohne Bedenken für das Zustandekommen dieser gesetzmäßigen Stellung der Zellwand die gleichen mechanischen Ursachen verantwortlich machte, die die Stellung der Seifenwasserlamelle bedingen. Errera war also der Meinung, die junge Zellwand sei eine Flüssigkeitsmembran, die unter den gegebenen Umständen dem Einfluß der Schwere entzogen ist und nur den in ihr gegebenen Spannungen gehorchend die ihr in dem Hohlraum der Mutterzelle zukommende Gleichgewichtslage aufsucht. Die Einwände, die Zimmermann[3]) gegen diese Auffassung geltend gemacht hat, sind unwiderlegt geblieben und auch durch die Arbeiten[4]) de Wildemans nicht im geringsten entkräftet worden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Stellung der jungen Zellwand in der sich teilenden Zelle nicht bestimmt werden kann durch die in ihr auftretenden Flächenspannungen; denn bevor die

1) Hofmeister, Handb. d. physiolog. Botanik, Bd. I. Leipzig 1867.

2) Sachs, Gesammelte Abhandlungen, Bd. XXXIX u. XL. Leipzig 1893.

3) Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Heft 2, pag. 159 f. Tübingen 1891.

4) De Wildeman, Etudes sur l'attache des cloisons cellulaires. Brüssel 1893.

junge Zellwand rings an die Mutterzellwand angeschlossen ist, können diese Spannungen nicht in Wirksamkeit treten, und wenn erst der Anschluß an die Mutterzellwand erfolgt ist, so ist damit eine Verschiebung zu einer angestrebten Gleichgewichtlage hin bereits ausgeschlossen.

Meine Anschauung über das Zustandekommen der gesetzmäßigen Stellung der Teilungswand ist nun die folgende: Der jungen Teilungswand wird ihre Lage angewiesen durch die Lagerung der beiden Tochterzellen, zwischen denen sie sich bildet. Die Lagerung dieser beiden Tochterzellen in dem Hohlraum der Mutterzelle wird bedingt durch die aus der Kohäsion resultierende Oberflächenspannung. Jede der beiden Tochterzellen hat das Bestreben, in dem von der Mutterzellwand umschlossenen Hohlraum diejenige Gestalt anzunehmen, in der sie die kleinste mögliche Oberfläche besitzt. Da die Tochterzellen den Hohlraum der Mutterzelle ganz ausfüllen und deshalb in ihrer Gestalt von der Form dieses Hohlraums abhängig sind, so kann sich das aus der Kohäsion abzuleitende Bestreben zur Verkleinerung der Oberfläche nur auf den nicht mit der Mutterzellwand in Berührung stehenden Teil ihrer Oberfläche, d. h. auf die freie Berührungsfläche der beiden Tochterzellen beziehen. In dieser Berührungsfläche wirkt demnach bei einer Halbierungsteilung die Oberflächenspannung beider Tochterzelleiber gleichsinnig dahin, daß sie eine Fläche minimae areae wird, oder ganz allgemein ausgedrückt, daß die potentielle Energie des Systems ein Minimum wird. Die dieser Forderung entsprechende Gleichgewichtslage wird von den beiden Tochterzellen eingenommen, bevor die Teilungswand ausgebildet ist und die an der Berührungsfläche sich bildende Teilungswand befindet sich also, wenn sie sich an die Zellwand der Mutterzelle ansetzt, bereits in der Lage, die nach Plateau's Berechnungen der Gleichgewichtslage einer gewichtslosen Flüssigkeitslamelle entspricht.

Wenn meine Anschauung richtig ist, wenn die Einstellung der Berührungsfläche der Tochterzellen ein rein mechanischer Vorgang ist, bei dem der Zelleib als lebende Substanz nicht anders mitwirkt wie ein Flüssigkeitstropfen von gleicher Dichte, so muß sich auch der Vorgang an leblosem Material nachahmen lassen. Es handelt sich nur darum, die gleichen physikalischen Bedingungen zu schaffen, die bei der Zellteilung den Vorgang beherrschen. Es handelt sich also im einfachsten Falle einer Halbierungsteilung darum, in einen Hohlraum von der Gestalt einer Pflanzenzelle zwei gleiche in sich kohärente, aber sich miteinander nicht mischende Körper einzuschließen, die etwa die Bildsamkeit eines zähflüssigen Plasmatropfens besitzen, und die mit

ihrem Kubikinhalt den gegebenen Hohlraum vollständig ausfüllen. In einem solchen System — das ist nun die Forderung meiner Theorie — muß die Berührungsfläche der eingeschlossenen Körper der Lage entsprechen, die unter ähnlichen räumlichen Verhältnissen die Teilungswand einer Mutterzelle einnehmen würde. Gelingt es im Experiment zu zeigen, daß die in einen Hohlraum eingeschlossenen Körper eine Lagerung einnehmen, in der ihre Berührungsfläche der Stellung entspricht, die unter gleichen Formverhältnissen die Teilungswand der Zellen einnehmen würde, so ist bewiesen, daß die Teilungswand selber entgegen der Ansicht Errera's bei dem Zustandekommen der gesetzmäßigen Richtung nicht mitzuwirken braucht, daß vielmehr die Teilungswand durch die Zellkörper passiv in ihre gesetzmäßige Richtung gebracht wird.

Um den experimentellen Nachweis für die Richtigkeit meiner mechanischen Erklärung der Stellung der Scheidewand in den sich teilenden Pflanzenzellen zu erbringen, habe ich mit luftgefüllten Gummiblasen operiert. Die Gummihüllen der bekannten Kinderluftballons, wie sie überall auf Messen und Märkten feilgeboten werden, liefern dafür ein leicht erhältliches, wenn auch nicht für alle Fälle ausreichendes Material. Ein Schüler von mir, Herr Diplomingenieur Habermehl, hat nach meiner Angabe mit solchen Gummiballons einige Versuche angestellt, und wird darüber in einer demnächst erscheinenden Arbeit, in der auch die theoretischen Grundlagen der Versuchsanstellung eingehender erörtert werden sollen, berichten. Hier soll nur mitgeteilt werden, wie die Experimente anzustellen sind, und wiefern ihr Ergebnis als eine Stütze meiner Erklärung für das Zustandekommen der regelmäßigen Scheidewandstellung in Pflanzenzellen angesehen werden kann.

Man blase zwei derartige Gummiballonhüllen ungefähr bis zur Walnußgröße auf, binde sie fest zu und bringe sie in eine genügend weithalsige kugelige Glasflasche aus nicht zu dünnem Glas, deren Durchmesser ca. 10—15 cm betragen mag. Der Flaschenhals wird darauf mit einem einmal durchbohrten Gummistopfen verschlossen, durch dessen Bohrung eine Glasröhre mit Zweiweghahn geführt ist. Wir haben nun in dem einer kugelförmigen Mutterzelle entsprechenden Hohlraum der Flasche zwei sich nicht mischende Körper, die infolge der Oberflächenspannung die Kugelform zu erhalten streben wie ein von der Schwerkraft unabhängiger Flüssigkeitstropfen und die ähnlich wie ein Flüssigkeitstropfen durch äußere Kräfte leicht deformiert werden können. Daß die im Flüssigkeitstropfen aus dem Kohäsionsdruck resultierende Oberflächenspannung hier durch die Elastizität der aufgeblasenen Gummihülle ersetzt ist, ändert an den Verhältnissen nichts Wesentliches, wenn nur

die Elastizität in der ganzen Gummihaut gleichmäßig ist. Ich will gleich hier bemerken, daß das bei den Gummihüllen der Kinderluftballons nicht immer genügend der Fall ist. Man erkennt die Ungleichmäßigkeit, wenn man die Ballons vorher versuchsweise stark aufbläst. Wenn ein Teil der Wand dabei weniger gedehnt wird, so muß einmal die ungleiche Spannung in der Oberfläche und ferner auch der größere Widerstand, den die dichteren Stellen der Gummihaut der Deformierung entgegenstellen, bei den Experimenten zu abweichenden Ergebnissen führen. Wir verwenden deshalb zunächst nur Gummihüllen, die beim Aufblasen möglichst gleichmäßig kugelig anschwellen. Wenn wir nun in dem System noch die Bedingung erfüllen, daß die zwei eingeschlossenen Körper mit ihrem Kubikinhalt den gegebenen Hohlraum ganz ausfüllen, so sind diejenigen physikalischen Verhältnisse geschaffen, aus denen in der sich teilenden

Versuchsanordnung. Die kräftig-wirkende Wasserstrahl-Luftpumpe *L*, die bei *W* an die Wasserleitung angeschlossen ist, steht durch den Druckschlauch *D* mit dem Rezipienten *R* in Verbindung. Letzterer ist im vorliegenden Falle kugelförmig, trägt im durchbohrten Gummistopfen eine Glasröhre mit Glashahn *H* und wird am Halse von einem Klammerstativ gehalten. X X bezeichnen die Enden des Saugrohrs der Pumpe und des Druckschlauches, die durch ein außerhalb der Figur liegendes Schlauchstück verbunden sind.

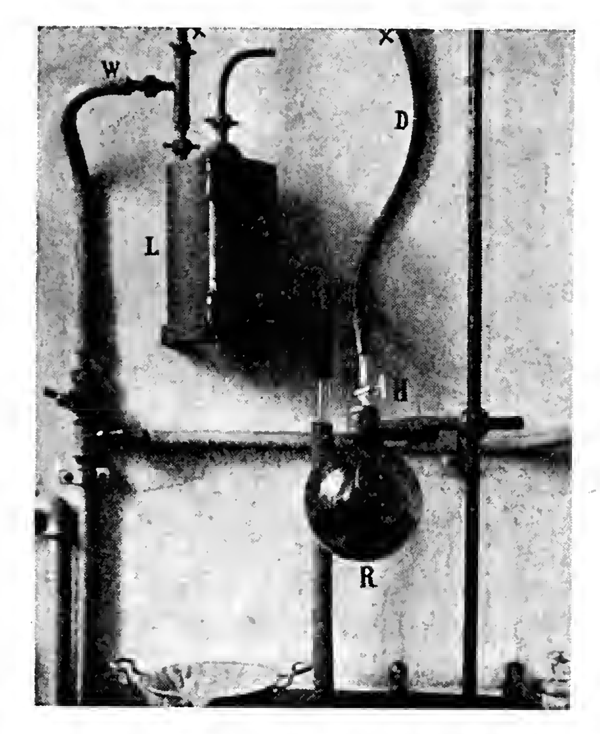


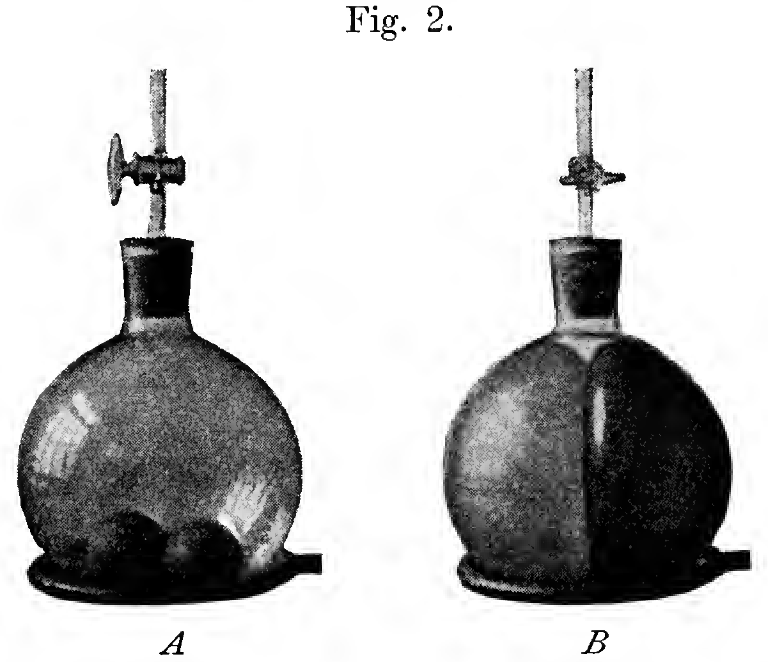
Fig. 1.

Zelle die Stellung der Teilungswand mechanisch erklärt werden muß. Wir erfüllen, ohne die übrigen Verhältnisse in unserem System zu ändern, diese letzte Bedingung in ausreichendem Maße dadurch, daß wir das Glasrohr in dem Stopfen bei geöffnetem Hahn durch einen Druckschlauch mit einer Luftpumpe verbinden (s. Fig. 1) und solange evakuieren, bis die beiden Gummiballons ringsum mit der Glaswand der Flasche in Berührung getreten sind. Durch Schließen des Glashahns wird der dabei erreichte Zustand im Innern des Systems fixiert. Dünne Glaskolben ertragen den durch das Evakuieren entstehenden Oberflächendruck nicht; ich muß vor deren Verwendung warnen. Mir zersprang ein Kolben mit dumpfem Knall in kleine Splitter, die mit Gewalt umhergeschleudert wurden. Ich kam durch glücklichen Zufall mit unbedeutenden Verletzungen an der Hand davon, im unglücklichen Falle

könnten aber Gesicht und Augen in ernste Gefahr kommen. Die Berührungsfläche der beiden Ballons in der evakuierten Glaskugel, die durch die gedehnten Gummihäute deutlich hindurchscheint, erweist sich als eine Ebene, die den kugelförmigen Hohlraum annähernd halbiert.

Die Fig. 2 zeigt einen kugelförmigen Rezipienten, der zwei gleichgroße Gummiblasen (eine blaue und eine rote) enthält, vor (*A*) und nach (*B*) dem Evakuieren. Die Lage der Bälle in *A* wird natürlich durch die Schwerkraft bestimmt; wenn man die Glaskugel neigt, so gleiten sie an der gut mit Paraffin geschmierten Wand zum tiefsten Punkt der Kugel abwärts. Wenn man evakuiert, so schwellen die Bälle an und verlassen dabei ihren Platz, indem sie immer in Berührung miteinan-

Fig. 2.



Der kugelförmige Rezipient ist mit 2 gleichgroßen Gummiblasen beschickt (*A*). Beim Evakuieren werden beide Kugeln zu Halbkugeln deformiert, ihre Berührungsfläche ist eine Ebene, die den Hohlraum der Kugel halbiert.

Fig. 3.



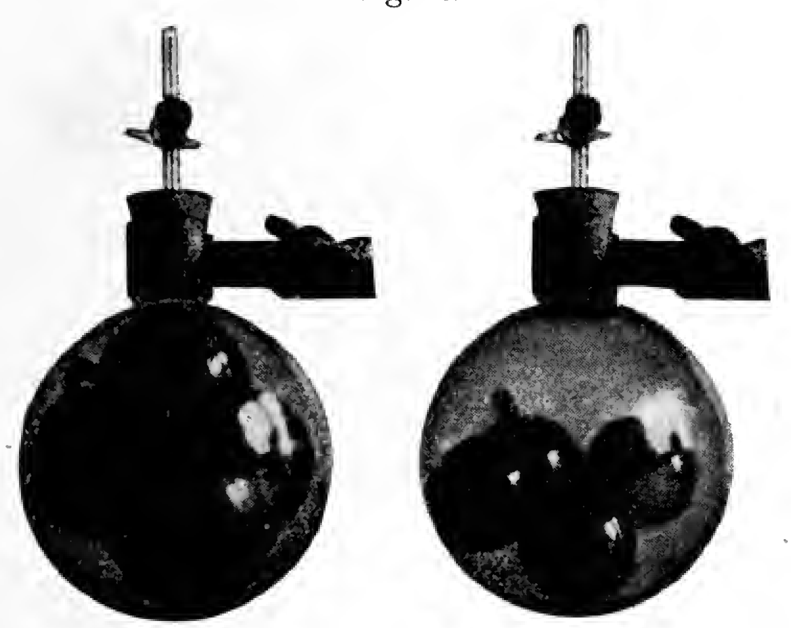
Kugelförmiger Rezipient mit 4 Gummibällen, die beim Evakuieren die tetraedrische Lagerung angenommen haben und sich in ebenen Flächen berühren, die im Mittelpunkt der Kugel zusammentreffen.

der an der Wand der Glaskugel aufwärts gleiten, bis sie im horizontalen Durchmesser der Kugel liegen. Von diesem Moment an ist die Wirkung der Schwerkraft auf die Lage der Bälle ausgeschlossen, sie befinden sich bei jeder beliebigen Stellung der Glaskugel in einer Ruhelage. Bei weiterem Evakuieren platten sich die Bälle durch den Druck an ihrer Berührungsfläche ab, indem sie sich gleichzeitig der Wand der Glaskugel mehr und mehr anschmiegen. Das in *B* dargestellte Endstadium zeigt die Wand der beiden Ballons nach außen rings der Glaskugelinnenwand angepreßt. Die Berührungsfläche aber ist eine Ebene, und zwar eine Halbierungsebene der Kugel, die ja in diesem einfachsten Falle der Gleichgewichtslage einer gewichtslosen Flüssigkeitslamelle entspricht. Eine in dieser Berührungsfläche ausgeschiedene Wand würde

also die Gleichgewichtslage einer gewichtslosen Flüssigkeitslamelle bekommen, aber ohne daß dabei irgendwelche in ihr selbst wirkende Spannungskräfte mitzuwirken brauchen, ohne daß wir sie uns als gewichtslose Flüssigkeitslamelle vorzustellen brauchen, die sich ihre Gleichgewichtslage selbst aufsucht. Die Lage und Gestalt, welche die Halbierungswand kugeliger Pflanzenzellen überall aufweist, ist demnach nicht bedingt durch die Gleichgewichtslage, welche sie als gewichtslose Flüssigkeitslamelle einnehmen müßte, sondern durch die Gleichgewichtslage, die die Plasmaleiber der beiden Tochterzellen infolge ihres Kohäsionsdruckes resp. der daraus resultierenden Oberflächenspannung bereits vor dem Auftreten der Teilungswand einnehmen.

Bringt man statt der zwei zugleich vier zu Walnußgröße aufgeblasene Gummiballons in die Flasche, so ordnen sich dieselben bei dem

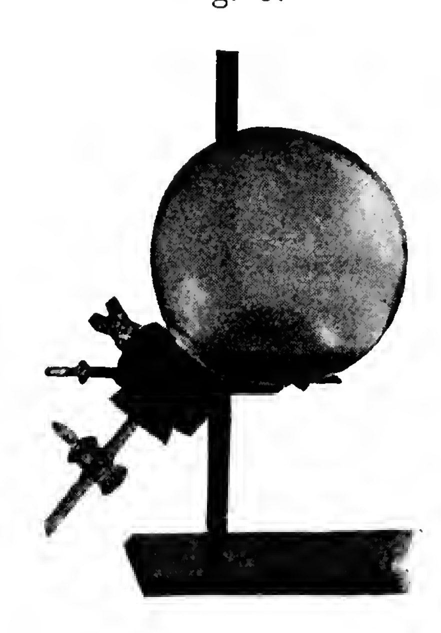
Fig. 4.



A *B*

Der mit 4 gleichen Gummibällen beschickte kugelförmige Rezipient *A* vor dem Evakuieren, *B* nachdem die Bälle durch ihre Größenzunahme eben in die tetraedrische Lage gedrängt sind.

Fig. 5.



Kugelförmiger Rezipient mit 2 ungleichgroßen Gummiblasen beschickt, die nach dem Evakuieren eine uhrglasförmige Berührungsfläche aufweisen.

Evakuieren, wie Fig. 3 zeigt, in der bekannten tetraedrischen Lagerung an, die bei simultaner Vierteilung in Pollen- und Sporenmutterzellen und Tetrasporangien so häufig zu finden ist. Die Berührungsflächen der Ballons sind Ebenen, die sich annähernd im Mittelpunkt des Hohlraums schneiden und mit einander annähernd gleiche Winkel bilden.

Dieses Endstadium zeigen auch die Gummiblasen in dem in Fig. 1 mit abgebildeten kugelförmigen Rezipienten.

Man kann bei diesem Versuch ganz besonders deutlich verfolgen, wie die Erreichung der endlichen Ruhelage abhängig ist von der gegenseitigen Beeinflussung der Gummiblasen. Fig. 4 zeigt aufeinanderfolgende Phasen des gleichen Versuches. Bei *A* liegen die Bälle vor

dem Evakuieren des Rezipienten in zufälliger Anordnung nicht in der Gestalt eines Kugelhaufens (nicht tetraedrisch) sondern nahezu in einer Ebene. Beim Evakuieren gleiten die Bälle infolge ihrer Größenzunahme aneinander und an der gut mit flüssigem Paraffin geölten Glaswand hin und erreichen, sobald ihre Größe entsprechend zugenommen hat, die Anordnung eines Kugelhaufens, wobei alle vier Bälle die Glaswand berühren, so daß nunmehr auch hier die Ballgruppe in ihrer Lagerung von der Wirkung der Schwere unabhängig geworden ist. Diese Phase ist durch Schließen des Glashahns fixiert und in Fig. 4*B* photographisch aufgenommen worden.

Wenn man nicht die Glaswand und die Bälle selbst durch flüssiges Paraffin gut gleitend macht, so werden die Bälle beim Aufschwellen länger in ihrer zufälligen gegenseitigen Lage festgehalten und es kommen schließlich ganz unregelmäßige Lagerungen zustande. Die Bedingung, daß die Teile der in der Berührungsfläche aneinandergrenzenden Oberflächenstücke der Tochterzellen leicht gegeneinander verschiebbar sind, darf aber wohl bei der flüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas in allen normalen Fällen für erfüllt gelten.

Noch ein Versuch kann leicht mit dem gleichen Material angestellt werden. Wir bringen einen zu Walnußgröße aufgeblasenen und einen etwa nur ein Viertel soweit aufgeblasenen Ballon in die Kugelflasche und sehen, wie Fig. 5 zeigt, beim Evakuieren die Berührungsfläche der beiden ungleichen Ballons das von der Keimung der Sporen von Equisetum, Selaginella usw. bekannte Bild der „uhrglasförmigen Teilungswand“ darbieten. Dabei geht der kleinere Ball, wenn er vielleicht anfangs infolge des geringen Aufblasens nicht ganz kugelig war, zunächst in die Kugelform über, bis der Durchmesser der beiden Gummiblasen zusammen gleich dem Durchmesser des Rezipienten ist. Dann beginnt bei weiterem Evakuieren die Abplattung der kleineren Kugel. Im Endstadium bildet die Berührungsfläche entsprechend den Plateau'schen Regeln eine Fläche von konstanter Krümmung, die rechtwinkelig an die Glaswand ansetzt.

Man muß sich bei den eben geschilderten Versuchen immer so einrichten, daß eine Berührungsfläche der Ballons in der Nähe des inneren Endes des Glasrohres zu liegen kommt. Man kann sonst die Evakuierung nicht weit genug fortführen, da der abgesaugten Luft durch den sich anpressenden Gummiballon der Ausweg versperrt wird. Das gleiche Hindernis macht sich bei der Versuchsanstellung bemerkbar, wenn man die Ballons in einem zylindrischen Hohlraum unterbringt, um die Anordnung der Berührungsflächen senkrecht zur Längsachse

des Zylinders zu demonstrieren. Sobald bei der Evakuierung die beiden Ballons bis zur Berührung der Glaswand des Zylinders angeschwollen sind, ist das zwischen ihnen eingeschlossene Luftquantum abgesperrt und durch Absaugen nicht mehr zu entfernen. Man könnte wohl für diesen Versuch prismatische Gläser verwenden, deren Längskanten ziemlich lange noch ein Abströmen der zwischen den Ballons eingeschlossenen Luft gestatten werden. Aber solche prismatischen Gläser werden nicht überall in geeigneter Größe zur Verfügung stehen und deshalb mag ein anderer Behelf hier empfohlen sein. Man legt in das Zylinderglas, das als Rezipient dienen soll, einen runden Glasstab von der Länge des Zylinders. Durch den Gummistopfen wird von der kleineren Fläche des Stopfens her ein nahezu rechtwinkelig gebogenes Glasrohr geführt, an das oben ein Glashahn mit Gummischlauch angesetzt wird. Beim Einsetzen des Gummistopfens in den Hals des Rezipienten ist darauf zu achten, daß das innere Ende des gebogenen Glasrohrs an der Wand des Zylinders in der Nähe des Glasstabes zu liegen kommt, damit möglichst lange die in den Winkeln längs des Glasstabes fortrückende Luft nach außen abgesaugt wird[1]. Beschickt man den so vorbereiteten zylindrischen Rezipienten mit walnußgroßen Bällchen, so nehmen dieselben beim Evakuieren Trommelform an derart, daß ihre Berührungsflächen, wie Fig. 6 erkennen läßt, eben und zur Längsachse des Zylinders senkrecht gerichtet sind.



Zylindrischer Rezipient, in dem die Begrenzungsflächen der Gummiballons beim Evakuieren sich senkrecht zur Längsachse des Zylinders anordnen.

Fig. 6.

Auch bei diesem Versuch ist es erforderlich, daß Gummibälle mit gleichmäßiger Wand ausgewählt werden und daß Glas und Bälle gut gefettet sind.

Man kann in dem zylindrischen Rezipienten auch leicht Längsteilungen erzielen, wenn man zwischen den zu Walnußgröße aufgeblasenen Ballons zwei weniger stark aufgeblasene Bälle einschaltet, die nebeneinander Platz haben. Noch besser läßt sich das erweisen, wenn man längliche Gummiblasen statt der kugeligen verwendet, d. h. also Schläuche, deren Wandung der Dehnung in der Längs- und Querrich-

1) Die Verwendung des Glasstabes wurde von Herrn Dipl.-Ing. Habermehl ersonnen und bei seinen Versuchen brauchbar befunden. Ich habe die Methode durch die gleichzeitige Anwendung des gebogenen Glasrohrs für eine Reihe von weiteren Versuchen adaptiert.

tung ungleichen Widerstand entgegensetzt, oder was dasselbe sagt, Körper, an denen die Oberflächenspannung ungleiche Werte aufweist. Es wird sich zunächst fragen, ob damit nicht Verhältnisse eingeführt werden, die in der Natur bei den Plasmaleibern der Pflanzenzellen kein Analogon haben. Wenn das Protoplasma immer in den Zellen die Natur eines Flüssigkeitstropfens aufwiese, von durchweg gleicher Dichte, so müßte sich das Protoplasma kugelig abrunden sobald der formbestimmende Einfluß der festen Zellwand aufgehoben wird. Bei vorsichtiger Plasmolyse müßte sich also das Plasma zu einem annähernd kugeligen und durch das eigene Gewicht etwas abgeplatteten Tropfen zusammenziehen. Das ist nun in der Tat der Fall in allen daraufhin untersuchten Zellen und diese Tatsache gibt uns gerade das Recht, das Plasma als flüssige Substanz anzusehen, und zur Erklärung seines Verhaltens bei der Zellteilung die Gesetze heranzuziehen, die die physikalischen Vorgänge in Flüssigkeiten beherrschen. Aber andererseits kann die Annahme nicht von der Hand gewiesen werden, daß die Lebensvorgänge in dem Protoplasma speziell in der Hautschicht des Protoplasten zeitweilig lokale Veränderungen der Dichtigkeit und damit der Oberflächenspannung hervorrufen und vorübergehend erhalten können, die dann selbstverständlich einen Einfluß auf die Gestalt des von der Zellwand zurückweichenden Protoplasten ausüben müssen. Pfeffer[1]) gibt die Möglichkeit solcher physiologischen Beeinflussung der Oberflächenspannung zu. Er schreibt: „an und in dem Protoplasten herrschen die rein physikalischen Gesetze, jedoch ist zu bedenken, daß im Vergleich zu einer vollkommen homogenen Flüssigkeit weitgehende Abweichungen möglich sind, weil der Protoplast durch die physiologische Tätigkeit Potentialdifferenzen (der Oberflächenspannung usw.) schaffen und erhalten, und ferner die Kohäsion seiner Teile selbsttätig erhöhen kann“.

Ich glaube Andeutungen für das Vorhandensein derart entstandener Anomogenität in der Verteilung der Oberflächenspannung in den lebenden Zellen darin sehen zu dürfen, daß die Protoplasten bei der Plasmolyse durchaus nicht immer auf direktem Wege der von den physikalischen Gesetzen geforderten Kugelform zustreben, sondern zunächst in ihrer Form noch die Gestalt, d. i. insbesondere das Verhältnis der Länge und Breite ihrer Zellkammer, erkennen lassen. Die in Pfeffers Handbuch I, pag. 116 abgebildete Fig. 10*b* zeigt den plasmalysierten Protoplasten in Eiform, wobei die längere Achse der längsten Dimension

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II, pag. 47.

der Zellkammer gleichgerichtet ist. Ich sah an den in starker Streckung begriffenen Berindungszellen jugendlicher Sprosse von Chara ceratophylla, die nach kurzer Einwirkung einer plasmolytisch wirkenden Lösung fixiert und dann zu Mikrotomschnitten verarbeitet waren, die in Fig. 7 dargestellten Bilder. Die zusammengezogenen Protoplasten ließen in ihrer Umrißform noch die ehemalige, durch die Zellwand ihnen aufgeprägte Gestaltung erkennen.

Plasmolysierte Berindungszellen eines jungen Sproßinternodiums von Chara ceratophylla. Vergrößerung 120/1.

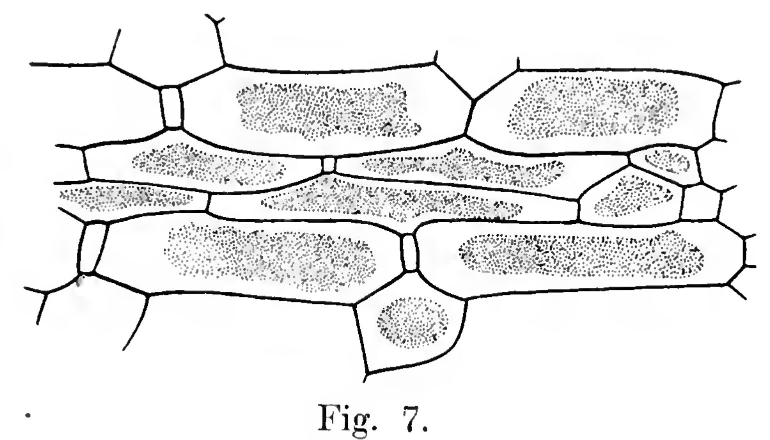


Fig. 7.

Es ist wohl möglich, daß auch in diesen Zellen die plasmolysierten Protoplasten nach einiger Zeit die Kugelform angenommen haben würden oder doch wenigstens sich ihr genähert haben würden, soweit es der Raum gestattet. In jungen lebenden Blattzellen wird dieses Stadium, wie ich wenigstens in einigen Fällen konstatieren konnte, schließlich erreicht, offenbar indem die vorhandenen Spannungsdifferenzen in dem Plasmatropfen allmählich ausgeglichen werden.

Auch die bekannte Tatsache, daß in schlauchförmigen Zellen das Plasma bei der Plasmolyse bisweilen in einzelne Tropfen zertrennt wird, spricht wohl dafür, daß die Oberflächenspannung nicht homogen war. Besonders scheint mir auch das ausgesprochene Spitzenwachstum zahlreicher Zellfäden bei Pilzen, Pollenschläuchen, Haarzellen und Rhizoiden dafür zu sprechen, daß die der Ausdehnung entgegenwirkende Oberflächenspannung an der fortwachsenden Spitze geringer ist als an den Flanken des langgestreckten Protoplasten. Ganz besonders naheliegend erscheint es mir anzunehmen, daß an der eben neu entstandenen Trennungsfläche zweier Tochterzellen andere Dichtigkeits- und Spannungsverhältnisse gegeben sind als in den der alten Zellwand anliegenden Teilen des Zellumfanges, in denen wir ja überall eine Hyaloplasmaschicht mit bestimmten Struktureigentümlichkeiten und mit besonderen physiologischen Funktionen anzunehmen haben. Ich glaube aus derartigen Unterschieden in der Oberflächenspannung des Protoplasten, und zugleich aus einer die Verschiebung und Deformierung erschwerenden Adhäsionswirkung zwischen der alten Zellwand und dem Protoplasma, gewisse mir vereinzelt vorgekommene Fälle erklären zu können, in

denen scheinbar bei der Zellteilung von den Tochterplasmen statt der nächstliegenden eine andere Gleichgewichtslage aufgesucht wurde. Doch das gehört nicht zum Gegenstande dieser Mitteilungen. Hier sollte nur nachgewiesen werden, daß die Annahme von anomogener Oberflächenspannung in gewissen Protoplasten durch Beobachtungstatsachen gestützt wird. Das oben erwähnte Verhalten des Protoplasmas langgestreckter Zellen bei der Plasmolyse gibt uns das Recht, auch schlauch- oder sackförmige Gummiblasen zu unseren Versuchen zu benutzen, um eben die physikalischen Verhältnisse nachzuahmen, die in solchen gestreckten Mutterzellen bei der Zellenteilung vorhanden sind. Gummihäute, die beim Aufblasen zunächst Wurst- oder Schlauchform annehmen, werden gleichfalls als Kinderspielzeug fabriziert, nur ist der dazu verwendete Gummi meist von minderer Qualität. Ich habe deshalb mit Vorteil ein anderes Material verwendet, das aus den feinsten Gummisorten hergestellt wird, nämlich die überall käuflichen Gummipräservativs.



Fig. 8. Zylinder mit 2 kugeligen (roten) Gummiblasen oben und unten, und 2 länglichen (weißen) Gummiblasen in der Mitte. Die letzteren haben beim Evakuieren eine längsgerichtete ebene Berührungsfläche gebildet.

In den für den vorhergehenden Versuch verwendeten Glaszylinder mit eingelegtem Glasstab brachte ich, um den Einfluß der Unregelmäßigkeit des Glasbodens auszuschalten, zunächst einen runden Gummiballon, darauf wurden zwei gleichlange Schläuche und endlich obenauf, zur Abgleichung der Unregelmäßigkeiten am Stopfen, wieder ein runder Gummiballon eingebracht. Beim Evakuieren erfüllten die beiden kugeligen Gummibälle oben und unten trommeförmige Abschnitte des Zylinders. Den größeren mittleren Teil aber füllten die beiden länglichen Gummiblasen nebeneinander in der Weise aus, daß eine ebene, die Längsachse des Zylinders in sich aufnehmende Längswand gebildet wurde, wie aus der Fig. 8 ersichtlich ist.

Ich will nun zum Schluß noch auf einige abnorme Zellteilungsfälle eingehen, die sich den von Hofmeister, Sachs, Errera angegebenen Regeln nicht unterordnen, und deshalb diesen Autoren und denen, die sich auf ihren Standpunkt stellten, bei ihren Erklärungsversuchen unüberwindliche Schwierigkeiten darboten, nämlich die schiefstehenden Wände der Moosrhizoiden und die sohlenförmigen Wände in den Rhizoiden der Characeen. Bei den Moosrhizoiden treten, wie bekannt, schiefstehende Wände in großer Zahl auf. Bisweilen bilden sie doppelt gebogene Flächen, aber auch nahezu ebene Flächen, die an zwei gegenüber liegenden Punkten spitzwinklig an die Zellenwand der

zylindrischen Mutterzelle anschließen, kommen sicher vor. Man findet alles nähere darüber in Goebel's Organographie[1]) übersichtlich zusammengestellt und kritisch beleuchtet. De Wildeman[2]), der Errera's Anschauungen von der Mitwirkung der jungen Teilungswand auch in diesen Fällen zu stützen sucht, gibt an, daß die schiefen Wände der Moosrhizoiden immer als doppelt gebogene Fläche angelegt werden, und daß die extremen Fälle, in denen ein schiefwinkliger Ansatz an die Mutterzellwand beobachtet wird, durch nachträgliche Wachstumsverschiebungen zustande kommen.

Ich habe in meiner Arbeit über die Zellteilung[3]) einige direkte Beobachtungen über den Teilungsprozeß bei Moosrhizoiden mitgeteilt. Von den scheinbar abweichenden Beobachtungsresultaten an anderen Moosen, über die Němec[4]) nebenbei in einer Anmerkung berichtet, habe ich Notiz genommen, ohne darin eine Widerlegung meiner Angaben finden zu können. Nach meinen Beobachtungen ist gerade entgegen der Annahme de Wildeman's, die ebene Trennungsfläche das Primäre; die doppelt gebogenen Flächen erweisen sich als Übergangsflächen zwischen der schiefgestellten und der senkrecht zur Längsachse gestellten Teilungsebene. Um das Zustandekommen solcher doppelt gebogenen Übergangsflächen experimentell zu erweisen, habe ich in meinen Studien über die Zellteilung den folgenden Versuch angegeben[5]). Man füllt in ein Reagenzglas eine schwach sirupdicke Lösung von Gummi arabicum einige Zentimeter hoch ein und gießt vorsichtig über dieselbe eine ebenso hohe Schicht von Kanadabalsam in Toluol gelöst, welcher annähernd die gleiche Konsistenz besitzt wie die Gummilösung. Neigt man, nachdem die Berührungsfläche der beiden sich nicht mischenden Flüssigkeiten in dem aufrecht stehenden Reagenzglas zur Ruhe gekommen ist, das letzte plötzlich um etwa 45°, so geht die ebene Berührungsfläche der Flüssigkeiten in eine zweifach gekrümmte Fläche über, welche in der Form ganz der bei Moosrhizoiden gewöhnlichen Querwandfläche entspricht. Erst allmählich, und zwar je nach der Konsistenz der Lösungen und dem Grade ihrer Adhäsion an die Glaswand in verschieden langen Zeiträumen wird diese Übergangsfläche in die horizontale Ebene übergeführt, welche in der neuen Lage des Reagenzglases schief zu der Längsachse desselben steht. In der schematischen Fig. 9 ist die Ruhelage der Berührungsfläche in *a* und *e*

1) Goebel, Organographie, pag. 340 f.

2) De Wildeman, Études sur l'attache des cloisons cellulaires. Brüssel 1893.

3) A. a. O., pag. 71.

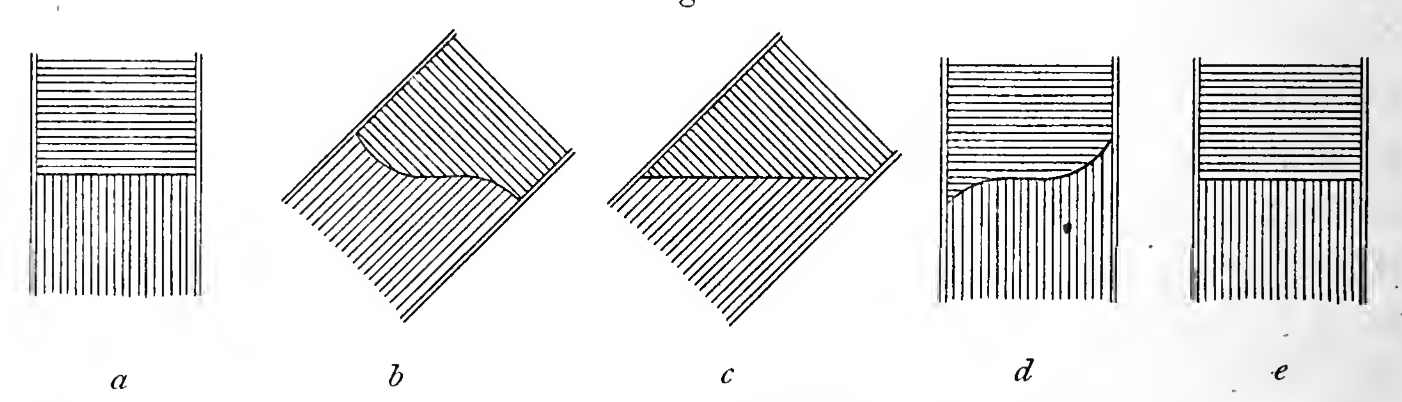
4) Němec, 1906.

5) A. a. O., pag. 73.

bei vertikaler, in *c* bei schräger Stellung des Glases dargestellt; *b* ist eine Übergangsfläche, die nach der Schrägstellung des Glases zwischen beiden Ruhelagen durchlaufen wird. Die physikalischen Bedingungen für das Zustandekommen dieser Übergangslage sind klar.

Die Schwerkraft erteilt in dem geneigten Glase den Flüssigkeitsteilchen den gleichen Impuls zur Lagenänderung zur Aufsuchung der neuen Gleichgewichtslage. Der dazu nötigen Bewegung widerstrebt im Innern der Flüssigkeit allein die Kohäsin der Teilchen, in den Randpartien summiert sich damit die Adhäsion der Flüssigkeitsteilchen an der Glaswand. Es muß folglich der Widerstand im Innern der Flüssigkeit leichter, d. i. schneller überwunden werden: die mittlere Partie der Berührungsfläche eilt also in der Bewegung gegen die neue Ruhelage voraus. Dasselbe findet statt, wenn die Berührungsfläche bei Wiederaufrichtung des Glases aus der neuen Ruhelage *c* in die erste Stellung

Fig. 9.



übergeführt wird; wir sehen dementsprechend nunmehr eine Fläche von der in *d* schematisch dargestellten Form auftreten. Denken wir uns die physikalischen Bedingungen verändert, nehmen wir an, daß die Verschiebbarkeit der Flüssigkeitsteile im Innern der Flüssigkeit größerem Widerstande begegnet als in der Peripherie, so müssen auch die peripherischen Teile der Berührungsfläche in der Bewegung vorauseilen. Wir müssen dann also bei dem Übergang aus der Ruhelage *a* nach *c* Übergangsflächen von der Form *d* auftreten sehen und ebenso bei der Umwandlung der zur Achse des Glases geneigten Fläche in die dazu senkrechte Fläche Übergangsflächen von der Form *b*. Das letztere entspricht genau dem Verhalten der Querwände in den Moosrhizoiden. Ich habe in meiner Arbeit bei der Diskussion der eben geschilderten Experimente die Vermutung ausgesprochen, daß das Plasma der Moosrhizoiden in der Mitte der Berührungsfläche bei der Zellteilung dichter sei, weil dort das Baumaterial der Tochterkerne und die Spindelfasern der Kernfigur die Konsistenz beeinflussen. Die größere Dichtigkeit würde aber in einer anomogenen Oberflächenspannung in der Berührungsfläche zum Ausdruck kommen, die in jeder augenblicklichen Lage der

Übergangsfläche deren Gestalt bestimmt. Wenn diese Annahme richtig ist, so muß es auch bei geeigneter Versuchsanstellung gelingen, mit Hilfe der schlauchförmigen Gummiblasen mit anomogener Elastizität Berührungsflächen zu erzielen, die den schiefen oder doppelt gebogenen Wänden des Moosrhizoiden entsprechen. Natürlich werden die so entstehenden Berührungsflächen, da ja das Material nicht wie der lebende Plasmakörper seine innere Beschaffenheit zu ändern vermag, als einer Gleichgewichtslage der beiden Gummiblasen entsprechend dauernd bestehen bleiben, was bei den Teilungsflächen der Moosrhizoiden erst der Fall ist, wenn eine an die Mutterzellwand anschließende Teilungswand gebildet worden ist.

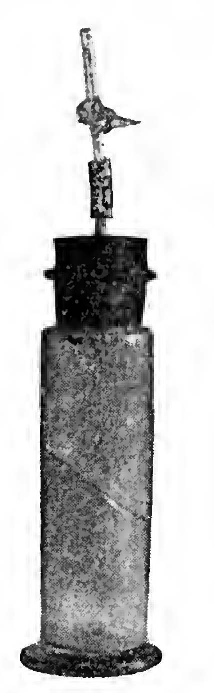


Fig. 10. Zylindrischer Rezipient mit 2 schlauchförmigen Gummiblasen, die infolge der anomogenen Oberflächenspannung eine schief zur Längsachse stehende Berührungsfläche gebildet haben.



Fig. 11. Zylindrischer Rezipient mit 2 schlauchförmigen Gummiblasen, die infolge der ungleichmäßigen Oberflächenspannung eine sohlenförmige Berührungsfläche gebildet haben.

Es bereitet keine besonderen Schwierigkeiten, diese Forderung im Experiment zu erfüllen. Wenn man zwei schlauchförmige Gummiblasen von entsprechender Länge so in den zylindrischen Rezipienten legt, daß ihre Enden in der Mitte des Zylinders ein wenig übereinander greifen, so bekommt man das Bild einer schief zur Längsachse stehenden Teilungsfläche, wie es in Fig. 10 photographisch festgehalten ist. Hier ist nicht von rechtwinkliger Schneidung die Rede. Läßt man etwas längere Gummiblasen etwas weiter übereinander greifen, so bekommt man, wie Fig. 11 wohl ohne nähere Erläuterung erkennen läßt, die Stellung der Berührungsflächen, die der so oft abgebildeten und als Ausnahme angeführten sohlenförmigen Teilungswand in der Endzelle der Characeenrhizoiden entspricht. Indem man die Längenverhältnisse der Schläuche variiert, kann man alle möglichen Übergangsformen nach Lage und Krümmung zwischen diesen beiden Flächen erzielen.

So läßt sich also zeigen, daß die oft diskutierten abweichenden Stellungen der Teilungswände in Moos- und Characeenrhizoiden, ebenso wie alle anderen in Pflanzenzellen beobachteten Stellungen der jungen Teilungswand der aus der Oberflächenspannung resultierenden Gleichgewichtslage in sich kohärenter leicht deformierbarer Körper entsprechen, die mit der Summe ihrer Volumina das Volumen eines starrwandigen Hohlraums ganz ausfüllen.

Abnorme Blattbildung bei Primula Arendsii Pax[1].

Notiz von **K. Goebel.**

(Mit einer Abbildung im Text.)

Pr. Arendsii ist ein Bastard zwischen Pr. megasaefolia und Pr. obconica. Wenn ich hier einen Fall abnormer Blattbildung dieser neuerdings in den Gärten vielfach kultivierten Form erwähne, so geschieht es nicht, um die endlose Reihe der Einzelbeschreibungen von Mißbildungen zu vermehren, sondern weil mir der Fall ein allgemeineres Interesse zu haben scheint.

An einer sehr kräftigen Pflanze von Pr. Arendsii des hiesigen Gartens bemerkte ich einige Blätter, die von der sonst bei Primulaceen meines Wissens allgemeinen Norm der Blattgestaltung abwichen. Normal sind hier „einfache“ Blätter vorhanden, die Blattspreite kann zwar mehr oder minder tief gelappt sein (besonders eigentümlich sind ja die kammförmig fiederspaltigen Blätter der dem Wasserleben „angepaßten“ Hottonia[2]), aber „zusammengesetzte“ Blätter finden sich nirgends. Das abgebildete Blatt dagegen ist ein zusammengesetztes. Außer der gewöhnlich allein vorhandenen terminalen Blattspreite entspringen am Blattstiel noch drei Seitenblättchen, welche schildförmig ausgebildet sind. Bei einigen anderen abnormen Blättern war nur ein schildförmiges Teilblättchen vorhanden, das ihm annähernd gegenüberstehende war zu einer kleinen grünen Spitze verkümmert, solche Teilblättchen waren an anderen abnormen Blättern allein vorhanden.

Das Interesse der abnormen Blattbildung besteht nun darin, daß sie erinnert an die merkwürdigen Regenerationserscheinungen, welche man — wie zuerst Hildebrand beobachtet hat[3]) — an den Primärblättern einer anderen Primulaceengattung, Cyclamen, hervorrufen kann. Bekanntlich bestehen diese Erscheinungen darin, daß nach Entfernung der Blattspreite am Rande des Blattstiels Auswächse auftreten,

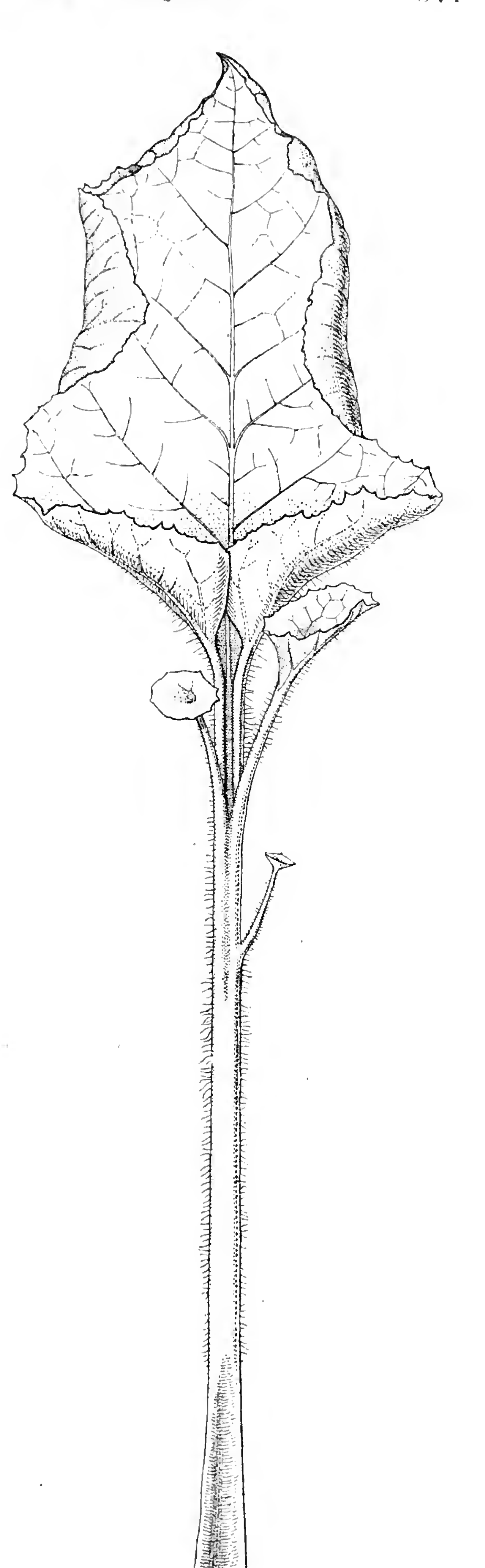
---

1) Pax, Primulaceae in Engler's Pflanzenreich, IV, 237, pag. 346.

2) Auch bei der Landpflanze Pomatosace filicula findet sich übrigens eine ganz ähnliche Blattgestaltung (vgl. Fig. 52 bei Pax a. a. O.), so daß kein zwingender Grund vorliegt, die Blattform von Hottonia als eine „direkte“ Anpassung an das Wasserleben zu betrachten.

3) Vgl. Hildebrand, Die Gattung Cyclamen (1898), pag. 95) und über eine eigentümliche Ersatzbildung usw. in Berichten der Deutschen botan. Gesellschaft, Bd. XXIV (1906), pag. 39; Winkler, Über Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyclamen-Arten (Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch., Bd. XX (1902), pag. 84); Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich (Biol. Zentralbl. 1902, Bd. XXII).

welche sich häufig — ganz wie bei Pr. Arendsii — zu gestielten Blättchen entwickeln. Diese Auswüchse entstehen auch an derselben Stelle, wie bei Pr. Arendsii, nämlich an den Rändern des Blattstiels, welche der (hier gehemmten) Spreitenanlage entsprechen. Eine schildförmige Entwicklung dieser Teilblättchen bei Cyclamen kommt gewiß gelegentlich vor, sie ist auch bei den am Hypokotyl auftretenden „Adventivblättern" beobachtet[1]; bekanntlich ist die Schildform bei Blättern von Stockausschlägen oder sonst abnorm stark ernährten Sprossen mancher Pflanzen nicht selten.



Wir sehen also, daß bei Pr. Arendsii ein sonst latent bleibendes Merkmal der Blattgestaltung hervortritt, das bei Cyclamen (aber nur bei den Primärblättern) durch Entfernung der Blattspreite in Aktivität tritt.

Es liegt nahe, diese Erscheinung mit der Bastardnatur von Pr. Arendsii in Beziehung zu bringen. Wenigstens wissen wir, daß auch sonst an Bastarden eine Organentwicklung auftritt, welche bei verwandten Pflanzen durch äußere Eingriffe ausgelöst werden kann.

1) Bei älteren (wahrscheinlich unverletzten) Pflanzen hat nach Penzig (Pflanzenteratologie, II, pag. 136) Viviand-Morel „Ascidienbildung" einer Spreite gesehen. Für das Auftreten zusammengesetzter Blätter bei Primulaceen führt Penzig keine Beispiele an.

So z. B. die Adventivsproßbildung auf den Blättern von Begonia-Arten. Diese tritt bei dem Bastard Begonia phyllomaniaca spontan auf, auch bei anderen Begonia-Bastarden ist ähnliches beobachtet worden.

In beiden Fällen dürfte es sich um Änderung der Ernährungsverhältnisse handeln. Wissen wir doch, daß bei Bastarden häufig eine besonders üppige vegetative Entwicklung auftritt, und auch bei der Regeneration sind, wenigstens meiner Auffassung nach, Änderungen in den Ernährungsverhältnissen von ausschlaggebender Bedeutung. Solche bewirken auch bei Pflanzen, bei welchen Bastardierung außer Frage steht, wie bei den oben erwähnten Stockausschlägen abnorme Blattausbildung, und es wäre durchaus nicht zu verwundern, wenn auch an „reinen“ Primula-Arten, die abnorm kräftig ernährt würden, analoge Blattgestaltungen auftreten würden, wie sie oben für Pr. Arendsii erwähnt wurden. Daß man das Auftreten zusammengesetzter Blätter hier als einen Rückschlag auffassen könnte, scheint mir mehr als unwahrscheinlich[1]). Es liegt offenbar ein Fall vor, in welchem eine sonst ganz latent bleibende Eigenschaft in die Erscheinung tritt. Es wurde selbstverständlich auch versucht, das Auftreten von Seitenblättchen bei Pr. Arendsii ähnlich wie bei Cyclamen durch Entfernung der Blattspreite zu erzielen. Die operierten Blätter starben indes ohne Neubildungen hervorzubringen ab. Ob bei Keimpflanzen vielleicht mehr Aussicht auf Erfolg besteht, bleibt zu untersuchen.

---

1) Man kann ja die Primulaceenblätter auch von fiederschnittigen ableiten, bei denen das Terminalstück allein unter starker Vergrößerung übrig blieb; eine Annäherung zu einer solchen Blattgestaltung kommt z. B. bei Geum-Arten vor (vgl. Goebel, Organographie, Fig. 81). Aber das wäre doch eine sehr künstliche Konstruktion.

Beiträge
zur Kenntnis der Physiologie der Desmidiaceen.

Von **Alfred Andreesen.**

(Mit 36 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Die reichhaltige Literatur über die Desmidiaceen beschäftigt sich vorwiegend mit floristisch-systematischen Aufgaben, daneben mit der Erforschung morphologischer und anatomischer Einzelheiten[1]). Über die Physiologie der Gruppe sind wir nur wenig unterrichtet, jedenfalls sehr viel schlechter, als über die Physiologie der meisten anderen Gruppen einzelliger Lebewesen. Der wichtigste Grund dafür liegt offenbar darin, daß die Frage nach der künstlichen Kultur der Desmidiaceen bisher noch keine Lösung erfahren hat. Man kann verschiedene Desmidiaceen, z. B. die widerstandsfähigen Cosmarium-Arten, Desmidien und andere längere Zeit im Laboratorium vorrätig halten und sogar zur Vermehrung bringen, wenn man sie in dem Originalwasser ihrer Fundorte beläßt; aber ihre Kultur auf künstlichen, der Zusammensetzung nach bekannten Substraten ist bisher nicht gelungen. Die in jüngster Zeit an einzelligen Grünalgen gewonnenen Ergebnisse (ich verweise z. B. auf die Forschungen von Artari, O. Richter und anderen[2]) haben zur Genüge gezeigt, daß vor allem die Fragen der Ernährungsphysiologie auch für die Algen nur auf dem Wege der Kultur, insbesondere der Reinkultur und womöglich der von einer Zelle ausgehenden Reinkultur gelöst werden können. Desmidiaceen freilich werden schon wegen ihrer dicken gallertreichen Membranen, die sich praktisch kaum von allen anhaftenden Bakterien reinigen lassen[3]), sich nicht in dem Sinne „rein" kultivieren lassen, wie es Richter bei Diatomeen, Artari, Grintzesko und andere bei einzelligen Chlorophyceen durchführten. Immerhin mußte es wünschenswert erscheinen, bei Desmidiaceen wenigstens zu versuchen, wie weit

---

1) Literatur z. B. bei: Oltmanns, „Morphologie und Biologie der Algen", pag. 89, 1904.

2) Artari, „Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen". Berichte d. D. bot. Ges. 1901, pag. 7.

O. Richter, „Reinkulturen von Diatomeen". Ber. d. D. bot. Ges. 1903, pag. 403.

3) Über die in Algenmembranen sich heimisch machenden Mikroorganismen, die gelegentlich bei den Versuchen, Algen in Reinkulturen zu halten, als Verunreinigungen lästig werden können, vgl. z. B. Růžička's Besprechung von: Dunbar, „Zur Frage der Stellung der Bakterien, Hefen und Schimmelpilze im System". Archiv f. Protistenkunde 1908, Bd. XI, pag. 387.

man mit Hilfe möglichst reiner Kulturen, d. h. solcher, in welchen die unvermeidlichen Bakterien in kaum wahrnehmbarer Weise zur Entwicklung kommen, in der Erforschung der Ernährungsphysiologie unserer Algengruppe kommen kann. Herr Prof. Küster veranlaßte mich daher, die verbreitetsten Formen in Einzelkulturen auf ihr Verhalten verschiedenartigen Nährlösungen gegenüber zu prüfen. Es wurde versucht, Nährlösungen zu finden, in welchen die gewählten Formen, Cosmarium und Closterium und einige andere, am Leben blieben und zu mehr oder minder lebhafter Teilung schritten, und gleichzeitig den Veränderungen des Zellenleibes Aufmerksamkeit geschenkt. Die Untersuchungen wurden im Laboratorium des botanischen Instituts zu Halle im W.-S. 1907/08 und S.-S. 08 unter Aufsicht und Anleitung von Herrn Prof. Küster angestellt, dem ich hierfür zu ganz besonderem Danke verpflichtet bin.

I. Methode.

Es empfiehlt sich aus den verschiedensten Gründen, stets einzelne Individuen in Kultur zu nehmen. Die übliche Methode, mit Hilfe der Koch'schen Platten einzelne Zellen zu isolieren, konnte nicht in Frage kommen, da die Desmidiaceen heißer, flüssiger Gelatine nicht widerstehen, ganz abgesehen davon, daß die Gelatine selbst schon ein Nährmedium ungenügend bekannter Zusammensetzung darstellt und eine Kultur mit Hilfe genau kontrollierbarer Nährmittel illusorisch macht. Auch biologische Isolierungsmethoden und Versuche zur sog. „natürlichen“ Reinzucht führten zu keinem Ziel. Auf eine von fremden Organismen völlig freie Kultur mußte daher überhaupt verzichtet werden. Alle Mitteilungen beziehen sich auf Kulturen, in denen das Bakterienwachstum unter dem Mikroskop gar nicht wahrgenommen wurde oder sich in bescheidenen Grenzen hielt; Kulturen mit starker Bakterienverunreinigung wurden abgestellt. Der größte Teil der Versuche wurde in Form von Objektträgerkulturen angelegt: auf den Objektträger wurde die Nährflüssigkeit als Tropfen aufgetragen („stehender Tropfen“); die Kulturen wurden auf einem Drahtgestell untergebracht und in der gewöhnlichen Art durch eine mit Filtrierpapier ausgekleidete Glocke gegen Verdunstung geschützt. Um ein Urteil zu gewinnen, ob vielleicht die abnormen physikalischen Verhältnisse (Oberflächenspannung u. dgl.) in solchen Tröpfchenkulturen irgend welchen Einfluß ausüben konnten, wurden neben diesen zum Vergleich noch häufig Kulturen in Uhrschälchen, die mit größeren Flüssigkeitsmengen beschickt waren, angesetzt. Auch Kulturen auf festen Nährböden, Agar und Gelatine, wurden angelegt; doch bestand den mancherlei Vorzügen gegenüber

der große Nachteil darin, daß es schwer hielt, die Individuen unverletzt wieder auf andere Nährböden umzuimpfen und daß auch Verunreinigungen durch Bakterien und Pilze empfindlicher störten.

Was die Isolierung und Impfung betrifft, so war ich durchaus auf die mechanische Methode angewiesen, die Individuen aus dem Ausgangsmaterial einzeln herauszufischen. Hierzu wurden Glaspipetten benutzt, deren Spitze zu einer sehr feinen Kapillare ausgezogen worden war; mit dieser galt es dann, ein Einzelindividuum unter dem Mikroskop zu fangen; die bei der feinen Kapillare wirksamen Kapillarkräfte genügten, das Individuum in das Röhrchen hineinzutreiben. Um die Alge einigermaßen von anhaftenden Schmutzteilchen, Bakterien usw. zu reinigen, war stets ein längeres Waschen, d. h. ein mehrfaches Übertragen in reines Wasser nötig, bis die Alge schließlich in den Nährtropfen übergeführt werden konnte. Dieses Waschen machte allerdings die Isolierung recht zeitraubend, zumal die Individuen bei dem fortwährenden Übertragen häufig Schaden litten oder sonst verloren gingen. Wurde das Waschen in sterilisiertem Wasser vorgenommen, so ließ sich immerhin eine gewisse Sicherheit dafür erreichen, daß die Kulturen einige Tage rein blieben. — Gelatine und Agar kamen in der Weise zur Verwendung, daß kleine Stückchen einer zerschnittenen Gelatine- oder Agarplatte auf den Objektträger gelegt wurden, und der Inhalt der Kapillarpipette auf die Gallerte entleert wurde. — Über 3000 Individuen wurden auf diese Weise isoliert und in Kultur genommen.

II. **Bedingungen der Zellteilung.**

Die Aufgabe war, Bedingungen zu finden, auf welche ein isoliertes Exemplar mit Teilung reagierte. Diese Versuche wurden in erster Linie mit Closterium moniliferum und einem Cosmarium, wahrscheinlich C. botrytis (Menegh.), angestellt, sowie auch mit Hyalotheca dissiliens. Die an ihnen gewonnenen Ergebnisse wurden gelegentlich noch an anderen Gattungen, Euastrum, Penium, Micrasterias, geprüft.

A. Anorganische Nährlösungen.

Nachdem im Winter (Mitte November) mehrere Versuche, Closterium und Penium in Knop'scher Nährlösung zu ziehen, völlig resultatlos verlaufen waren, wurden die Versuche im Mai in größerem Umfange unter günstigen Witterungsverhältnissen wieder aufgenommen, und zwar besonders mit Closterium moniliferum und Cosmarium botrytis, die damals gerade in größeren Mengen zur Verfügung standen. Es wurden mit folgenden Nährlösungen Kulturversuche gemacht:

1. Knop'sche Nährlösung und ihre Varianten:

a) Reaktion sauer: Es wurde die von Klebs und anderen bei vielen Algenkulturen erfolgreich angewandte Nährlösung in folgender Zusammensetzung benutzt:

4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ KNO_3
1 „ $MgSO_4$

In sämtlichen angesetzten Kulturen wurde dasselbe Ergebnis gewonnen: Closterium ging überall schon nach einem Tage ein; Cosmarium zeigte eine etwas größere Widerstandsfähigkeit; der Tod erfolgt meist nach 3 bis 4 Tagen. Diese Ergebnisse wurden aus je etwa 30 bis 40 Versuchen gezogen, bei welchen die Lösung in den verschiedensten Konzentrationen (von 0,001 % bis 1 %) zur Verwendung gekommen war. Die Knop'sche Nährlösung ist demnach für Closterium wie Cosmarium völlig untauglich. Daß nicht etwa die physikalischen Eigenschaften der Tropfenkultur für den negativen Ausfall verantwortlich zu machen sind, ergibt sich daraus, daß auch einige in Uhrschälchen mit verschiedenen Konzentrationen angesetzte Massenkulturen dasselbe Ergebnis lieferten.

Daß bei Closterium das Absterben schon nach einem Tage, in reinem Leitungswasser dagegen erst nach 4 bis 5 Tagen erfolgte, deutet an, daß nicht Nahrungsmangel, sondern schädliche Einwirkungen der in der Knop'schen Lösung vereinigten Salze in erster Linie dafür verantwortlich gemacht werden müssen. Gegen eben diese schädlichen Einwirkungen zeigte Cosmarium eine größere Widerstandsfähigkeit, während Penium ihnen noch leichter als Closterium erlag.

Vielleicht ging diese Giftwirkung von einzelnen Bestandteilen der Knop'schen Nährlösung aus; es wurde daher die Nährlösung der oben angeführten Zusammensetzung dadurch variiert, daß einzelne Bestandteile aus ihr fortgelassen und gegebenenfalls durch andere ersetzt wurden.

Da für viele torfbewohnende Pflanzen das Kalzium als schädlich erkannt worden ist, war für die Desmidiaceen gleiches zu erwarten. Zunächst wurde daher das Kalziumnitrat fortgelassen, so daß die Nährlösung sich aus

1 Teil KH_2PO_4
1 „ KNO_3
1 „ $MgSO_4$

zusammensetzte. Das Ergebnis war das gleiche: in allen Kulturen in Konzentrationen von 0,02 % bis 0,5 % gingen Closterium wie Cosma-

rium nach wenigen Tagen ein. Dasselbe negative Ergebnis wurde in folgenden Nährlösungen erhalten: Knop'sche Nährlösung:

ohne Nitrate;

Zusammensetzung: 1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$

ohne Nitrate mit Zusatz eines Tropfens KCl

Zusammensetzung: 1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$
1 Tropfen KCl;

ohne Phosphat;

Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KNO_3
1 „ $MgSO_4$;

ohne Phosphat und Kalziumnitrat;

Zusammensetzung: 1 Teil KNO_3
1 „ $MgSO_4$

ohne Magnesiumsulfat;

Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ KNO_3

ohne Kalisalpeter;

Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$.

Auch typische Knoplösungen mit Zusatz von Spuren $FeCl_2$ oder KCl wirkten ebenso. Auch Vertauschung des Kaliumnitrats mit Kaliumnitrit

(4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ KNO_2
1 „ $MgSO_4$)

änderte nichts an dem Ergebnis, ebensowenig die Einfügung von phosphorsaurem Ammonium an Stelle der Nitrate

(1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$
1 „ $(NH_4)H_2PO_4$).

Immer blieb der Erfolg negativ.

b) Reaktion alkalisch: Bei Verwendung von alkalisch wirkenden Nährlösungen zeigten sich in dem Verhalten von Closterium und Cosmarium bemerkenswerte Unterschiede. Zunächst wurde Knop'sche

Nährlösung von der typischen Zusammensetzung durch einige Tropfen Kalilauge alkalisch gemacht. In dieser Nährlösung ging Closterium wieder in allen Konzentrationen von 0,1 % bis 1 % zugrunde. Dagegen ging Cosmarium meist sofort zu mehrfachen Teilungen über. Dasselbe Ergebnis zeigten auch Nährlösungen, in denen Kaliumnitrat (KNO_3) durch Nitrit (KNO_2) ersetzt war, und die dann gleichfalls durch Kalilauge alkalisiert worden waren. Cosmarium hielt sich in diesen Nährlösungen sehr gut; häufig wurde eine Vermehrung bis auf etwa 100 Individuen und darüber beobachtet. Dieses Ergebnis stimmt mit dem von Treboux[1]) gefundenen überein, der darauf aufmerksam machte, daß salpetrigsaure Salze eine gute N-Quelle abgeben können, solange die Lösung alkalisch reagiert. In saurer Lösung wird salpetrige Säure frei, die stark giftig wirkt; daher stirbt auch Cosmarium in ihr. Closterium ging auch in alkalischer Lösung regelmäßig zugrunde.

Eine Nährlösung, in der die Nitrate, CaN_2O_6 und KNO_3, durch Ammoniak und Kalilauge ersetzt worden waren, und die gleichfalls alkalisch reagierte, war für Closterium wie Cosmarium schädlich.

2. Andere anorganische Nährlösungen.

Die Oehlmann'sche Lösung wird speziell für torfbewohnende kalkfeindliche Algen empfohlen; sie wurde von Senn mit Erfolg für die Kultur von Coelastrum benutzt[2]).

Zusammensetzung: 1 Teil $MgSO_4$
2 Teile NaH_2PO_4
2 Teile KNO_3.

Die von mir angesetzten Versuche fielen für Closterium wie Cosmarium in allen Verdünnungen von 0,01 % bis 0,5 % negativ aus.

In der Beyerinck'schen Nährlösung wird der Stickstoff, der in den bisher genannten Nährlösungen normal nur als Nitrat geboten wurde, als Ammoniumverbindung und zwar als Ammoniumnitrat gegeben, das in doppelter Weise Stickstoff zu bieten vermag.

Zusammensetzung: 1 Teil $CaCl_2$
2 Teile $MgSO_4$
2 Teile KH_2PO_4
5 Teile $(NH_4)NO_3$

(Reaktion schwach sauer). Auch in dieser Nährlösung ging Closterium und Cosmarium in allen Verdünnungen von 0,01 % bis 1 % innerhalb weniger Tage zugrunde, auch wenn das Kalzium in der Lösung fehlte.

---

1) Nach Küster, „Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen", pag. 21, 1907.
2) Nach Küster, a. a. O., pag. 113.

Wurde die Beyerinck'sche Nährlösung durch Kalilauge alkalisiert, so vermochte Cosmarium darin längere Zeit, 10 bis 14 Tage, zu leben; Teilung wurde allerdings nicht beobachtet. Auch die von der Crone-sche Nährlösung[1])

(Zusammensetzung: 1 Teil $Ca_3(PO_4)_2$
1 Teil Ferrophosphat
2 Teile $CaSO_4$
2 Teile $MgSO_4$
4 Teile KNO_3)

war in Verdünnungen von 0,05 % bis 5 % im allgemeinen ungeeignet, für Closterium ausnahmslos; bei Cosmarium trat in ganz vereinzelten Fällen zunächst eine Teilung ein; meist ging es jedoch gleichfalls zugrunde.

Zusammenfassung: Aus den bisher geschilderten Versuchen ergibt sich folgendes:

Closterium und Cosmarium sind in ihren Nahrungsansprüchen durchaus verschieden: Closterium geht in allen Kulturen mit rein anorganischer Nährlösung stets zugrunde, während Cosmarium nur bei saurer Reaktion der Lösung gleichfalls zugrunde geht, jedoch in alkalischer Knop'scher Nährlösung stets zu mehrfacher Teilung gelangt, ebenso auch, fast sogar noch intensiver, wenn in dieser das Kaliumnitrat KNO_3, durch Kaliumnitrit, KNO_2, ersetzt wird; in alkalischer Beyerinck-scher Nährlösung hält es sich längere Zeit, doch ohne daß Teilung eintritt, bis schließlich überwuchernde Grünalgen die Kulturen verunreinigen. Außerdem wurde noch für Cosmarium in der von der Crone'schen Nährlösung allerdings nur sehr spärliche Teilung beobachtet. Kurz: Während Closterium anscheinend jede Nahrung in anorganischer Form verschmäht, kann Cosmarium durch gewisse anorganische Nährlösungen, falls sie alkalisch reagieren, zur Teilung gebracht werden.

B. Organische Nährlösungen.

1. Organische Ammoniumsalze.

Da Closterium in allen angesetzten anorganischen Nährlösungen abstarb, so lag die Vermutung nahe, daß es unbedingt organischer Verbindungen, organisch gebundenen Stickstoffs oder des Kohlenstoffes, bedürfte. Da die Desmidiaceen lebhaft grün gefärbte Chlorophyllkörper besitzen und daher zu kräftiger Kohlensäureassimilation befähigt sein dürften, war zunächst an die Unentbehrlichkeit organischer Stickstoffnahrung zu denken. Es wurden daher zuerst Versuche mit

1) Vgl. Küster, a. a. O., pag. 18.

Nährlösungen angestellt, in denen der Stickstoff des anorganischen Ammoniums an organische Säuren gebunden war, also kurz „anorganischer Stickstoff in organischer Bindung" vorlag.

1. Weinsaures Ammonium: Nährlösungen aus weinsaurem Ammonium ohne weitere Zusätze in verschiedenen Verdünnungen von 0,25 bis 2,5 % waren sowohl für Closterium wie für Cosmarium unbrauchbar. Dieses Verhalten wird auf den Mangel der Lösungen an Mineralbestandteilen zurückzuführen sein. Daher wurde das weinsaure Ammonium mit Knop'scher Nährlösung kombiniert, indem in ihr der Kalisalpeter durch weinsaures Ammonium ersetzt wurde;

Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$
1 „ $C_4H_5O_6(NH_4)$.

Auch wurden Nährlösungen angesetzt, die das weinsaure Ammonium in geringerer Konzentration enthielten. In allen diesen Lösungen (in Verdünnungen von 0,1 % bis 1 %) war das Ergebnis dasselbe: Closterium war stets nach wenigen Tagen tot, Cosmarium ging immer zu Teilungen über. Eine Gruppe von Nährlösungen, in denen das Kalziumnitrat fortgelassen worden war, lieferte dasselbe Ergebnis; doch störten hier besonders Bakterienverunreinigungen, die weitere Teilungen verhinderten.

2. Doppelweinsaures Ammonium: Es wurden hier nur Versuche mit Closterium gemacht; sowohl in doppelweinsaurem Ammonium allein, wie in seinen Kombinationen mit Knop'scher Lösung (s. v. unter 1.) ging es in allen Konzentrationen nach 1—2 Tagen zugrunde.

3. Valeriansaures Ammonium: Sowohl allein, wie kombiniert mit Knop'scher Nährlösung zeigte es sich in allen Konzentrationen für Closterium wie Cosmarium unbrauchbar.

4. Weinsaures Ammonium-Kali: Das genannte Doppelsalz hat insofern besonderes Interesse, als mit ihm gleichzeitig Stickstoff und Kali geboten werden, ebenso wie bei dem in der Knop'schen Nährlösung als Stickstoffquelle benutzten Kalisalpeter. Es traten in weinsaurem Ammonium-Kali allein schon einige Teilungen bei Cosmarium auf. Wurde dies Doppelsalz kombiniert mit Knop'scher Nährlösung

(Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$
1 „ weins. Ammon.-Kali),

so zeigte Cosmarium stets lebhafte Teilungen.

Zusammenfassung: Alle angewandten organischen Ammoniumsalze versagen für Closterium, dessen Ansprüche an organische Ernährung durch Ammoniumstickstoff nicht befriedigt zu werden scheinen. Anders verhält sich wieder Cosmarium. In den reinen Ammoniumsalzlösungen geht es zwar, wenn auch oft erst nach längerer Zeit, zugrunde, wohl nur aus Mangel an anderen Salzen; in den Lösungen des weinsauren Ammonium-Kali hält es sich längere Zeit, 14—18 Tage, was vielleicht im Gegensatz zu dem einfachen weinsauren Ammonium dem gleichzeitigen Vorhandensein von Kali zuzuschreiben ist; auch Teilung tritt ein, allerdings selten. Gibt man außer den Ammoniumsalzen noch anorganische Salze (Knop), so geht Cosmarium überall ausnahmslos zur Teilung über, die erst durch das Auftreten von Bakterien und anderen Verunreinigungen gehemmt wird. Nur das Ammoniumsalz der Valeriansäure wirkt in allen Konzentrationen und Kombinationen sehr schädlich. Kurz, organische Ammoniumsalze, also „anorganischer Stickstoff in organischer Bindung", genügen für Closterium nicht; dagegen wird Cosmarium bei gleichzeitigem Vorhandensein anorganischer Salze durch sie zur Teilung angeregt; eine Ausnahme macht nur das valeriansaure Ammonium.

2. Kohlehydrate.

Für viele Algen spielen die Kohlehydrate eine wichtige Rolle, da nachgewiesenermaßen in zahlreichen Fällen die Kohlensäureassimilation durch Verabreichung von Kohlehydraten ersetzt werden kann. Über meine mit Desmidiaceen angestellten Kulturen mit Kohlehydraten ist folgendes zu berichten:

1. Rohrzucker: In reiner Rohrzuckerlösung in Verdünnungen von 0,5 % bis 6 % gingen Closterium und Cosmarium schnell zugrunde. In Konzentrationen von 10 % und darüber trat Plasmolyse ein; in plasmolysiertem Zustande wurde Neubildung einer Membran nicht beobachtet. Rohrzucker, kombiniert mit Knop'scher Nährlösung, war für Closterium gleichfalls unbrauchbar; Bakterien störten hier die Versuche sehr, so daß auf vereinzelte bei Cosmarium beobachtete Teilungen kaum Gewicht gelegt werden darf.

2. Maltose: In vollkommen reiner Maltose (0,75 % bis 1,5 %) starben Closterium und Cosmarium sowohl bei Beobachtung in Objektträger- wie auch in Massenkulturen; auch bei Anwendung von Maltose + Knop'scher Nährlösung machten sich Bakterien störend bemerkbar; Teilungen wurden nicht beobachtet.

3. Glukose: Closterium starb in Lösungen von 0,5 % bis 2 % nach wenigen Tagen; Cosmarium hielt sich länger in reiner Glukose,

doch ohne sich zu teilen. Bei Kombination mit Knop'scher Nährlösung traten Teilungen auf.

4. Galaktose: In reiner Galaktose (0,5 % bis 2 %) zeigte Closterium vereinzelte Teilungen; häufiger traten sie bei Cosmarium auf. Bei Kombination mit Knop'scher Nährlösung zeigte sich so starke Bakterienverunreinigung, daß den Kulturen irgend welche Bedeutung nicht beigemessen werden konnte; Cosmarium zeigte in ihnen zunächst einige Teilungen.

5. Stärke: Stärkehaltige Nährlösungen wurden als verdünnter Stärkekleister angesetzt. In allen Verdünnungen gingen Closterium und Cosmarium schon nach einem Tage zugrunde; auch Kombination der Stärke mit Knop'scher Nährlösung hatte dasselbe Ergebnis.

Zusammenfassung: Der Wert der Kulturen in Kohlehydratlösungen wird durch reichliche Entwicklung von Bakterien sehr beeinträchtigt. Daher darf der auch hier auftretende Unterschied in dem Verhalten von Closterium und Cosmarium nicht unbedingt dahin gedeutet werden, daß Zucker u. dgl. auf die beiden Desmidiaceen-Gattungen verschiedenen Einfluß hätte; vielleicht bedingt ungleiche Widerstandsfähigkeit der Desmidiaceen gegenüber den Bakterien ihr unterschiedliches Verhalten in den Kohlehydratlösungen.

Immerhin scheinen von den Zuckerarten Rohrzucker und Maltose weniger brauchbar zu sein als Glukose und besonders Galaktose. Längere Dunkelkultur zwecks Klärung der Frage, ob die Assimilation bei den Desmidiaceen durch Zuckerzufuhr ersetzt werden kann, war leider wegen der Bakterienentwicklung nicht durchzuführen. Stärkekleister erwies sich als unbrauchbar, eine Beobachtung, die auch sonst schon an Algenkulturen gemacht wurde[1]).

3. Alkohole.

Weiterhin wurden Nährlösungen mit verschiedenen mehrwertigen Alkoholen angesetzt:

1. Dulcit: Dulcit ist ein sechswertiger Alkohol; durch Oxydation entsteht aus ihm Galaktose. In reiner Dulcitlösung (0,5 % bis 2 %) sowie auch in ihren Kombinationen mit Knop'scher Nährlösung ging Closterium stets zugrunde. Cosmarium starb gleichfalls in frischer, vollkommen reiner Dulcitlösung in den angeführten Konzentrationen; nur in einer Lösung, die schon über 4 Wochen gestanden hatte, traten vereinzelte Teilungen auf, häufiger bei Kombination mit Knop'scher Nährlösung.

---

1) Oltmanns' „Morphologie und Biologie der Algen", 1905, Bd. II, pag. 156.

2. Sorbit: Closterium wie Cosmarium gingen in allen Kulturen (Verdünnung von 0,5 % bis 2 %) nach 1—2 Tagen ein.

3. Quercit und Mannit: In beiden Nährlösungen starben Closterium und Cosmarium ebenfalls in allen Konzentrationen nach 1 bis 3 Tagen.

4. Glyzerin: Auch in ihm gingen Closterium und Cosmarium bei Konzentrationen von 0,5 % bis 3 % und höher zugrunde. Bei Kombination von Mannit oder Glyzerin mit Knop'scher Nährlösung traten Bakterien sehr reichlich auf; doch schien zum mindesten Closterium sofort einzugehen.

Zusammenfassung: Die genannten mehrwertigen Alkohole scheinen im allgemeinen keine tauglichen Nährlösungen abzugeben. Am besten ist noch Dulcit brauchbar; vielleicht hängt dies mit seiner Beziehung zur Galaktose zusammen, die ja unter den Zuckerarten am günstigsten wirkte. Closterium lehnt wieder weit entschiedener als Cosmarium alle diese Lösungen ab.

4. Amidosäuren.

Sehr viel günstiger gestalteten sich die Kulturergebnisse bei Anwendungen von Lösungen, in welchen der Stickstoff in Form von Amidoverbindungen geboten wurde. Zunächst kamen hier die Amidosäuren in Betracht, Abbauprodukte der Eiweißkörper, die als Nährmittel bei Mikrobenkulturen bekanntlich vielfach vorzügliche Dienste leisten.

1. Asparagin: Bei Kultur in Verdünnungen von 0,1 % bis 1 % zeigte namentlich Hyalotheca lebhafte Teilung, desgleichen Cosmarium; Closterium in geringerem Maße. Das Auftreten von Bakterien war auch hier wieder sehr hinderlich. Um ihre Entwicklung zu hemmen, wurde die Lösung schwach angesäuert; doch zeigten sich die Objekte, besonders Closterium, gegen saure Nährsubstrate sehr empfindlich. Bei Cosmarium wurde in einer mit Phosphorsäure schwach angesäuerten Lösung Teilung beobachtet. — In Asparaginsäure ging Closterium wie Hyalotheca sofort ein; offenbar war die Lösung zu stark sauer.

2. Tyrosin: Tyrosin ist nur sehr wenig in Wasser löslich; Hyalotheca ging darin zur Teilung über.

3. Leucin: Leucin bewährte sich bei Kultur aller untersuchten Desmidiaceen vorzüglich, insofern es die Algen stets zu reichlicher Teilung anregte. Im allgemeinen wurden die Versuche mit Leucin in der Weise angestellt, daß eine sehr kleine Menge Leucinpulver in einem Tropfen Wasser gelöst und in diesen die Desmidaceenzelle übertragen wurde. Die Kulturen erwiesen sich stets als gut entwicklungsfähig:

Hyalotheca: In allen Kulturen schon am ersten Tage Teilung.

Closterium: Meist am zweiten Tage Teilung.

Cosmarium: Stets häufige Teilung; in einer Kultur stieg in 12 Tagen die Zahl der Individuen von 5 auf 150.

Euastrum: Mehrmals Teilung am zweiten Tage.

Selbst degenerierte Exemplare von Closterium moniliferum, deren Chlorophyllkörper schon geschrumpft war, wurden in Leucinlösung zur Teilung angeregt. Von den Lösungen bestimmter Konzentration erwies sich eine

0,5 %ige Verdünnung am brauchbarsten. Hierin zeigten Closterium und Cosmarium lebhafte Teilung (Einzel- wie Massenkulturen). Auch in

0,1 %iger Verdünnung wirkte Leucin noch teilunganregend, doch in weit geringerem Maße. In

0,05 %iger Verdünnung trat nur noch bisweilen ein Ansatz zur Teilung ein, die aber nie vollkommen bis zur Bildung normaler Individuen durchgeführt wurde; meist gingen die Zellen zugrunde.

In gut brauchbarer Leucinlösung trat nach 6 bis 10 Tagen, binnen welchen die Zahl der Individuen meist auf 32, seltener auf etwa 60 stieg, in der Regel eine Pause in den Teilungen ein; ob Erschöpfung der Nährlösung oder Verunreinigung durch Bakterien die Ursache war, wurde nicht ermittelt. Übrigens nahmen letztere in Leucinlösung nicht so sehr überhand wie in vielen anderen organischen Nährlösungen. — Die fördernde Wirkung des Leucin geht auch daraus hervor, daß bei all den behandelten unbrauchbaren anorganischen und organischen Nährlösungen in Parallelkulturen, in denen der Nährlösung etwas Leucin zugesetzt wurde, die Individuen sofort zur Teilung angeregt wurden, falls nicht zu starker Säuregehalt dieses hinderte. Die in ihnen enthaltenen Mineral- und anderen Bestandteile vermögen demnach nicht die Teilung der Desmidiaceen unmöglich zu machen. Es fanden Teilungen statt in Knop'scher und Beyerinck'schen Nährlösung, in Dulcit, Sorbit, Quercit und Maltose, sobald zu den Lösungen geringe Spuren Leucin zugesetzt worden waren.

5. Eiweißstoffe.

Nach den mit Amidoverbindungen erzielten positiven Ergebnissen ließ sich erwarten, daß Zuführung von Eiweißstoffen zu den Kulturen der Desmidiaceen diese ebenfalls und vielleicht noch energischer zur Teilung anregen könnte. Diese Erwartungen ließen sich bestätigen. Zwar wurden die Kulturen, welche Eiweißkörper enthielten, durch Bak-

terien sehr stark verunreinigt; sie durch Säuren fernzuhalten, gelang nicht, da die Desmidiaceen selbst sehr empfindlich gegen sie sind. Nichtsdestoweniger genügte auch hier die übliche Methode, da die Teilungen sehr früh eintraten und erst, wenn die Bakterien üppiger sich entwickelten, gehemmt wurden; schießlich gingen die Algen unter den Bakterienmassen nach 8 bis 14 Tagen zugrunde. Folgende Eiweißkörper wurden zu Kulturversuchen benutzt:

1. Albumin: Sehr geringe Mengen Albumin (aus Eigelb, Blättchenform) wurden durch Kochen in Wasser gelöst. Alle untersuchten Desmidiaceenformen zeigten in der Lösung Teilung:

Closterium: Teilung meist am zweiten Tage.
Cosmarium: Üppige Teilung in allen angesetzten Kulturen.
Hyalotheca: In zahlreichen Kulturen lebhafte Teilungen.
Euastrum: Mehrmals Teilungen.
Micrasterias: Desgl.

Die beiden letzteren zeigten sich sehr empfindlich und ließen sich schwer kultivieren.

Wie Leucin wirkte auch Albumin als Zugabe zu sonst unbrauchbaren Nährlösungen als Teilung anregendes Mittel; diese Wirkung wurde erkennbar, wenn man es zu Knop'scher oder Oehlmann'scher Nährlösung oder anderen zusetzte.

2. Pepton: Während beim Albumin die Bakterienentwicklung noch als erträglich zu bezeichnen war, trat sie in Peptonlösung so massenhaft auf, daß die Kulturen selten noch brauchbar blieben. Mit Sicherheit ließ sich z. B. in einer mit Huminsäure schwach angesäuerten Kultur bei Hyalotheca sofort Teilung der Zellen beobachten, ebenso bei Cosmarium. Auch bei vorgeschrittener Bakterienentwicklung trat häufig noch Teilung auf, die zweifellos auf die Wirkung des Pepton und nicht auf die der immer als schädlich befundenen Bakterien zurückzuführen sind.

3. Kaseïn: Hyalotheca und Cosmarium zeigten in Kaseïn stets lebhafte Teilung, bis die Bakterien allzusehr überhand nahmen.

4. Nukleïn: Cosmarium zeigte auch hier lebhafte Teilung.

Zusammenfassung: Sämtliche angewandten Eiweißstoffe regen die Desmidiaceen zur Teilung an.

6. Lösungen unbekannter Zusammensetzung.

Abkochungen von organischen Substanzen der verschiedensten Art erwiesen sich als kräftig anregend für die Teilung; nach den bisher behandelten Versuchen war dieses Verhalten vorauszusehen, da für die

Dekokte relativ hoher Gehalt an organischen Stickstoffverbindungen sich annehmen läßt. So erwiesen sich als äußerst brauchbar: Abkochungen von Fliegenleibern und Fliegenflügeln, von Torf, Mehlwürmern, Eiweiß und Eigelb aus Hühnereiern; stark verdünnte Milch; Abzug von saurer Milch und Abkochung oder Abzug von Pferdemist. Die zuletzt genannte Lösung konnte sehr verschieden wirken, je nach der Beschaffenheit des Mistes, die bekanntlich sehr vom Futter und von der Verdauung des Pferdes abhängt; häufig zeigte die Lösung zu starke Azidität; in vielen anderen Fällen war sie wieder überaus brauchbar. Abkochungen von Erbsen erwiesen sich als sehr vorteilhaft; Abkochung von Maiskörnern war ebenfalls wirksam, doch in geringerem Maße. Abkochungen von Grau- und Schwarzbrot waren gleichfalls brauchbar. Abkochung von Ameiseneiern war weniger günstig, jedenfalls wegen der starken Azidität, die diese Abkochung wohl infolge von Ameisensäure zeigte.

In diesen Nährlösungen wurden die verschiedensten Desmidiaceen zur Teilung gebracht, so: mehrere Closterium-Arten, Cosmarium, Euastrum, Micrasterias, Penium, Hyalotheca und Desmidium, überhaupt alle Desmidiaceen, die in Kultur genommen wurden. Zuweilen war in ihnen die Vermehrung recht bedeutend; so z. B. stieg in einer Abkochung von Erbsen in 12 Tagen die Zahl der Individuen von 4 auf über 200; d. h. alle 2 Tage war eine Teilung eingetreten. Übrigens zeigten auch Diatomeen in diesen Lösungen meist üppige Teilung.

Kultur auf festen Nährböden: Auch gallertartige Nährböden, Gelatine und Agar, mit zur Teilung anregenden Substanzen wurden angesetzt. Wurden diese Kulturen etwas feucht gehalten, etwa unter einer Glasglocke, so wurden auch hier bei Cosmarium und Closterium Teilung beobachtet. Cosmarium bildete lange Ketten. Closterium zerbrach dagegen meist bei der Teilung wohl deswegen, weil seine empfindliche Membran, besonders in jungem Zustande, die bei der Teilung unvermeidliche Reibung auf der Unterlage nicht vertragen konnte. — Da jedoch diese festen Nährböden bedeutend mehr durch Bakterien verunreinigt wurden und auch das Abimpfen Schwierigkeiten machte, wurden sie nur ausnahmsweise benutzt.

C. Einfluß des Sauerstoffes.

In Kulturen, die in einem sauerstoffreien Raume (Pyrogallol und Kalilauge) untergebracht worden waren, trat auch bei guter Leucinernährung keine Teilung ein. Ohne Sauerstoff vermochten Closterien nur 1—2 Tage zu leben. Ließ man rechtzeitig wieder Luft von normalem

Sauerstoffgehalt hinzutreten, so gingen sie vereinzelte Teilungen ein. Längerer Sauerstoffmangel von 4—5 Tagen führte ihren Tod herbei.

D. Einfluß physikalischer Agentien.

1. Temperatur: Tiefe Temperaturen von nur wenigen Graden über 0° wurden folgendermaßen erreicht: Die Kulturen wurden in Uhrschälchen angesetzt, die auf Eiswasser schwammen; ständige Zugabe von Eis sorgte für Erhaltung der Temperatur des Eiswassers. In Kulturen dieser Art traten in Leucinlösung bei Closterium und Cosmarium keine Teilungen ein; nach längerer Kultur unter den angeführten Verhältnissen (8—10 Tage) degenerierten die Zellen. Closterien, die aus üppig sich teilenden Kulturen entnommen und diesen Bedingungen unterworfen wurden, teilten sich noch in vereinzelten Fällen; aus diesen Teilungen gingen jedoch nur Mißbildungen hervor, von welchen später bei Besprechung der Degenerationserscheinungen die Rede sein wird.

Höhere Temperaturen von 35° und 40° zeigten keinen besonderen Einfluß; höchstens war unter diesen Bedingungen die Teilung in Leucin nicht so üppig, wie bei Zimmertemperatur. Auch direkte Besonnung wirkte nicht fördernd, sondern eher hemmend auf die Teilungstätigkeit der Desmidiaceen.

2. Barometerstand: In Kulturen in stark luftverdünntem Raume (6—7 cm Quecksilberdruck) trat keine Teilung ein; doch blieben Cosmarien 2—3 Tage am Leben. Nach Herstellung der normalen Bedingungen schritten sie wieder zu Teilungen.

3. Licht. Licht war zur Teilung erforderlich; in Kulturen im Dunkeln trat nie Teilung ein, auch nicht in der sonst sehr brauchbaren Leucinlösung. Im Dunkeln wurde die vorhandene Stärke bei Closterium und Cosmarium aufgebraucht, so daß die Individuen schließlich nach 14 Tagen bis 3 Wochen zugrunde gingen. Ernährung mit Leucin vermag daher keinesfalls die Kohlensäureassimilation zu ersetzen. Daraus geht hervor, daß bei den mit Leucin erzielten Ergebnissen der in diesem gebotene Stickstoff das entscheidende ist. Wurden die in Dunkelkultur gehaltenen Individuen wieder ans Licht gebracht, so trat, wenn die Degeneration noch nicht zu weit vorgeschritten war, bei Leucinernährung stets Teilung ein. In Albumin verhielt sich Closterium im Dunkeln anscheinend ebenso wie in Leucin, doch ließen sich die Kulturen nicht solange frei von Bakterien halten, um aus ihnen die oben erwähnten Schlüsse zu ziehen.

E. Mischkulturen mit anderen Organismen.

Um zu untersuchen, wie weit Stoffwechselprodukte anderer Algen und sonstiger Organismen auf das Leben der Desmidiaceen einwirken

können, ob sie vielleicht die Teilung günstig beeinflussen, wurden Mischkulturen der Desmidiaceen mit anderen Organismen angesetzt in schwach saurer Knop'scher Nährlösung von der oben beschriebenen Zusammensetzung, in welcher ohne diese Organismen sowohl Closterium wie Cosmarium zugrunde gingen. Es wurden folgende Kulturversuche gemacht:

1. Mischkulturen mit Pleurococcaceen in Knop'scher Nährlösung: Kleine Pleurococcaceen, die bisweilen massenhaft in anorganischen Nährlösungen als Verunreinigungen auftraten, vermehrten sich sehr rasch in Knop'scher Nährlösung (0,5 % und 0,1 %). Gemeinsam mit ihnen wurden Closterium und Cosmarium kultiviert. Closterium ging in allen Kulturen nach wie vor zugrunde. Bei Cosmarium dagegen trat nach 2—3 Tagen in 4 von 6 angelegten Kulturen Teilung ein; am 4. spätestens am 6. Tage gingen die Kulturen ein. Soweit die angestellten Versuche ausreichen, um eine Deutung der Versuche zu rechtfertigen, mag der Vermutung Raum gegeben werden, daß in den geschilderten Fällen irgend welche von den Pleurococcaceen ausgehende Stoffe den Cosmarien in der sauren Knoplösung einige Teilungen möglich gemacht haben.

2. Mischkulturen mit Oedogonium. Closterium wie Cosmarium gingen in den Kulturen in Knop'scher Nährlösung, in denen gleichzeitig einige Oedogoniumfäden sich befanden, ebenso schnell zugrunde wie in Kulturen ohne Oedogonium.

3. Mischkulturen mit Sphagnum. Gemeinsam mit Closterium und Cosmarium wurden Sphagnumknospen in kalziumfreier Knop'scher Nährlösung kultiviert. Closterium ging auch hier zugrunde und hielt sich höchstens einige Tage länger als ohne Sphagnumknospen. Cosmarium ging in allen Kulturen zur Teilung über und hielt sich auch längere Zeit, bis die Kulturen durch Pleurococcaceen und andere Organismen stärker verunreinigt wurden. Ob man auch hier auf etwa wirksame Stoffwechselprodukte schließen darf oder mit den fast unvermeidlichen Verunreinigungen des Kulturtropfens durch irgendwelche den Sphagnumknospen anhaftende Stickstoffverbindungen zu rechnen hat, muß unentschieden bleiben.

4. Mischkulturen mit Mooskeimlingen. Mooskeimlinge aus Sporen von Polytrichum wurden in Knop'scher Nährlösung von 0,5 % und 0,1 % gezogen, bis sie einige Millimeter Größe erlangt hatten. Dann wurden je ein bis drei Keimlinge mit Closterium und Cosmarium gemeinsam in Knop'scher Nährlösung weiter kultiviert. Auch hier ging Closterium stets zugrunde. Cosmarium zeigte am zweiten Tage

in 7 von 10 Kulturen eine Teilung; einige Tage später ging es jedoch meist gleichfalls zugrunde.

Ergebnis des Kapitels über die Zellteilung der Desmidiaceen.

Bei allen Desmidiaceen, soweit sie bei diesen Versuchen in Kultur genommen wurden, regt in Amido- und Eiweißform gebundener Stickstoff zur Teilung an, sofern nicht sonstige ungünstige Lebensbedingungen, wie Gegenwart von Säuren, Mangel an Sauerstoff oder Licht, anomal niedriger Luftdruck, Giftwirkungen von Bakterien usw., die Teilung unmöglich machen. Manche Desmidiaceen, wie Closterium moniliferum, scheinen vollkommen dieser organischen Ernährung angepaßt und nicht mehr fähig zu sein, sich autotroph zu ernähren. Es muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben, zu ermitteln, ob diese Eigenschaft der ganzen Gattung zukommt oder vielleicht sogar der ganzen Tribus der Closterien im Gegensatz zu der der Cosmarien (vgl. die Einteilung der Desmidiaceen bei Lütkemüller[1])), die in Kulturen noch autotroph sich zu ernähren imstande sind, vorausgesetzt, daß die dargebotene Nährlösung neutral oder schwach alkalisch reagiert. Säure scheint auf alle Desmidiaceen schädlich zu wirken. Die Frage, ob Closterien sich allmählich an das Leben in anorganischen Lösungen gewöhnen lassen (vgl. die Befunde an Flechtengonidien [Artari][2])), konnte bei dem immerhin langsamen Gang ihrer Vermehrung nicht in Angriff genommen werden.

Die Bevorzugung des amidartig gebundenen Stickstoffes scheint im Hinblick auf die Fundorte und die Lebensweise der Desmidiaceen durchaus verständlich. Ihre bevorzugten Standorte sind bekanntlich Moor und Sumpf, Lokalitäten, an welchen organische Substanzen reichlich in Zersetzung übergehen, andererseits Mangel an anorganischen Stickstoffquellen, Nitraten usw., besteht. Insofern mag die Bevorzugung des Amidostickstoffes vielleicht aus der Lebensweise dieser Algen verständlich werden. Mit unserem Ergebnis stimmen auch gelegentliche Befunde am natürlichen Material überein. Bei der Durchsicht von Detritus aus Moorwasser u. dgl. findet man im Innern abgestorbener Protozoen, Krebschen usw., und an irgendwelchen Trümmern tierischer Leichen oft zahlreiche Desmidiaceen, welche, von den organischen Zersetzungspro-

---

1) „Zellmembran der Desmidiaceen“ (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1902, Bd. VIII, pag. 407).

2) „Zur Frage d. physiol. Rassen einiger grünen Algen“ (Berichte der D. Bot. Ges., 1902, Bd. XX, pag. 172).

dukten angelockt, diese Fundgruben organischer Stickstoffnahrung aufgesucht und in ihrem Innern zahlreiche Teilungen durchgemacht haben. Auch Reinhardt machte an Ameisenlarven, die im Wasser lagen, ähnliche Beobachtungen[1]). Bekannt ist ferner, daß verschiedene Closterium- und Cosmarium-Arten, darunter auch Closterium moniliferum und Cosmarium botrytis, auch in Wasser, das durch fäulnisfähige Abwässer stark verschmutzt ist, häufig gefunden werden[2]). Alle diese Tatsachen bestätigen das oben ausgesprochene Ergebnis.

III. Versuche zur Herbeiführung der Kopulation.

Die Kopulation der Desmidiaceen wurde von de Bary für Cosmarium, Staurastrum und einige Closteriumarten beschrieben[3]). Die Bedingungen, unter denen Kopulation eintritt, sind nicht bekannt. Ein einziges Mal findet sich in der Literatur eine Angabe, wie Kopulation erreicht werden konnte: Klebs beobachtete im Frühjahr Kopulation bei Kultur in Zuckerlösung; seine späteren Versuche, auf dieselbe Weise Kopulation zu erreichen, schlugen fehl[4]). Es wurden von mir zahlreiche Versuche angestellt, um durch äußere Faktoren Kopulation herbeizuführen. Die Klebs'schen Versuche wurden wiederholt und zahlreiche andere Kulturen unter Variation der physikalischen und chemischen Verhältnisse angesetzt; sie blieben alle erfolglos. Vielleicht hängt die Kopulation in höherem Grade von dem jeweiligen Ernährungszustand des Materiales ab, als die Zellteilung. Nach Angaben in der Literatur[5]) wirkt bei manchen Algen Entzug der Stickstoffnahrung anregend zur sexuellen Fortpflanzung. Es gelang nicht in stickstoffreien Nährlösungen (Kohlehydrate usw.) Desmidiaceen am Leben zu erhalten, geschweige zur Kopulation zu bringen; geringe Mengen organischen Stickstoffes aber veranlaßten immer sofort Zellteilung.

IV. Zellenphysiologische Beobachtungen.

Bei den zahlreichen angesetzten Kulturen ergaben sich manche interessante zellenphysiologische Beobachtungen, die teils frühere Mitteilungen bestätigten, teils Neues bringen.

---

1) „Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran" (Festschrift für Schwendener, 1899, pag. 449).

2) Mez, „Mikroskopische Wasseranalyse", 1898, pag. 547.

3) De Bary, „Untersuchungen über die Familie der Conjugaten", 1858.

4) G. Klebs, „Die Bedingungen der Fortpflanzung bei niederen Algen und Pilzen", 1896, pag. 258.

5) Oltmanns, „Morphol. u. Biol. d. Algen", 1905, Bd. II, pag. 135.

1. Schnelligkeit der Zellteilungen. Die Zellteilungen folgten nicht immer mit gleicher Schnelligkeit aufeinander; einmal war diese abhängig von der betreffenden Nährlösung, andererseits auch von der unkontrollierbaren Beschaffenheit des in Kultur genommenen Individuums. Außerdem ließen selbstverständlich die einzelnen Gattungen Unterschiede erkennen. Wir wollen im folgenden die unter günstigsten Kulturbedingungen beobachtete maximale Teilungsgeschwindigkeit berücksichtigen. Bei optimaler Kultur gingen die Teilungen wohl ebenso schnell vor sich, wie es in der freien Natur der Fall sein mag.

a) Closterium moniliferum: In Leucin wurden für eine vollkommene Teilung zwei bis drei Tage benötigt, in vereinzelten Fällen auch noch etwas weniger. Die Generationsdauer, d. h. die Zeit, die vom Beginn einer Zellteilung bis zum Beginn der nächsten Zellteilung vergeht, beträgt somit für Closterium in Leucin etwa zwei Tage. In Albumin ergibt sich dieselbe Maximalgeschwindigkeit, ebenso in Mistabzug, Erbsenabkochung und anderen organischen Nährböden. Messungen ergaben, daß von der Zeit ab, zu welcher das Mutterindividuum die ersten Einschnürungsphasen aufweist, bis zur Bildung ausgewachsener Tochterzellen ein Tag verstreicht.

b) Cosmarium botrytis: Bei dieser Spezies war die Teilungsgeschwindigkeit bei Verwendung von Nährlösungen mit Amido- bzw. anorganischem Stickstoff verschieden. In alkalischem „Nitritknop" betrug die Generationsdauer 2,5—3,5 Tage; in denjenigen Kulturen, in denen die Individuen unmittelbar am Rande lagen, nahm die Entwicklung einen rascheren Fortgang, so daß in solchen Kulturen die Generationsdauer nur 2 Tage betrug; offenbar ist für die Beschleunigung der Teilungen die gute Sauerstoffversorgung verantwortlich zu machen. In alkalischem „Nitratknop" waren für eine vollkommene Teilung durchschnittlich 3 Tage erforderlich; ebenso in Knop'scher Nährlösung, in der das Kaliumnitrat durch Ammoniumverbindungen ersetzt worden war. Für diese ganze Gruppe von Nährlösungen läßt Cosmarium also im Durchschnitt eine Generationsdauer von 3 Tagen erkennen; bei besonders guter Sauerstoffversorgung eine solche von 2 Tagen. In Leucin währt die Generationsdauer 2—2,5 Tage, in Albumin 2—3 Tage, ebenso in Nuklein, Asparagin, Milchabzug, Eigelbabkochung und Mistabzug; in Erbsenabkochung 2 Tage und weniger. In diesen Nährlösungen haben wir also fast durchweg eine Generationsdauer von 2 Tagen zu konstatieren, also eine durchschnittlich etwas kürzere als in Nährlösungen mit anorganischem Stickstoff. In den organischen Nährlösungen dürfte

sie wohl bei einer von Bakterien vollkommen freien Kultur noch etwas kürzer werden.

c) Hyalotheca dissiliens: Bei dieser fadenbildenden Alge teilten sich in den Kulturen niemals alle Zellen des Fadens gleichzeitig. Die Zeit, in welcher die Zellenzahl eines Hyalothecafadens sich verdoppelt, gleichviel ob alle Zellen oder nur wenige durch einmalige oder mehrmals wiederholte Teilungen die Individuenzahl des Fadens vermehren, betrug:

in	Albumin	5—7 Tage,
„	Asparagin	3—5 „
„	Milchabzug . . .	etwa 5 „
„	Eigelbabkochung . .	4—5 „

Durchschnittlich sind demnach zur Verdoppelung der Zellenzahl eines Fadens 4—5 Tage nötig. Etwas schneller trat die Verdoppelung in kürzeren Fäden ein; vielleicht vermag die Länge des Fadens den Zustand der einzelnen Zellen zu beeinflussen. Leider war es nicht möglich, die Generationsdauer einer einzelnen Zelle des Hyalothecafadens mit Bestimmtheit zu ermitteln; vermutlich beträgt aber auch bei dieser Gattung die Generationsdauer etwa 48 Stunden. Welche Faktoren darüber entscheiden, welche Zellen eines Hyalothecafadens — gleiche Behandlung aller Zellen als selbstverständlich vorausgesetzt — sich teilen und welche zunächst noch ungeteilt bleiben, war nicht ersichtlich. Eine Bevorzugung der Flanken- oder Binnenzellen war nicht zu erkennen: bald teilten sich diese, bald jene. Die ruhenden Zellen liegen häufig gruppenweise im Faden beieinander zwischen den sich teilenden Zellen.

Ich möchte bei der hier sich bietenden Gelegenheit einige Daten über Teilungsgeschwindigkeit und Generationsdauer verschiedener pflanzlicher Protisten zusammenstellen.

Vibrio cholerae[1]	20 Min.
Bacillus coli communis[1]	25 „
Amöben[1]	10 „
[Staubfädenhaare von Tradescantia[1]	80 „]
Saccharomyces ellipsoideus[1] . . .	2 Stund.
Saccharomyces cerevisiae[2]	
bei 28°	5,8 Stund.
„ 23°	6,5 „
„ 34°	9 „

1) Fischer, „Vorlesungen über Bakterien“, 1903, pag. 33.
2) Kohl, „Die Hefepilze“, 1908, pag. 202.

Nitzschia (nach Küster)	12	Stund.
Gymnodinium [1]	24	"
Closterium und Cosmarium	48	"

Eine gewisse Zunahme der Generationsdauer mit der Zunahme der Größe und der Kompliziertheit des Zellenaufbaues ist nicht zu verkennen. Am geringsten ist die Generationsdauer bei den kleinen und einfach gebauten Zellen der Bakterien; sie erreicht dann ihren größten Wert bei den Desmidiaceen, die im Verhältnis zu den Bakterien Riesenzellen darstellen und noch dazu im Chlorophyllapparat usw. schon einen komplizierten Zellenaufbau aufweisen. Allerdings sind Größe und weitgehende Differenzierung des Baues nicht allein bestimmend für die Geschwindigkeit der Entwicklung und die Länge der Generationsdauer, wie sich durch mancherlei Beispiele erhärten ließe. Die großen Tradescantiazellen mit ihrer kurzen Generationsdauer fallen z. B. ganz aus der Reihe heraus. Immerhin wird die Größe der Zellen einen der Faktoren darstellen, welche die Generationsdauer in ihrer Länge bestimmen. Gewiß dürfen wir annehmen, daß (wenigstens bei denjenigen Zellen, die auf osmotischem Wege ihren Nahrungsbedarf ihrer Umgebung entnehmen) das Verhältnis zwischen Zellvolumen und Zelloberfläche entscheidet und die Verdoppelung und Vervielfältigung des Zellenvolumens um so schneller fortschreitet, je mehr Oberfläche im Verhältnis zu ihrem Volumen der Zelle zur Verfügung steht.

2. Regeneration und Plasmolyse.

Regeneration an zerbrochenen oder zerrissenen Desmidiaceenzellen wurde niemals beobachtet. Vielmehr zeigte sich besonders Closterium, das daraufhin mehrfach geprüft wurde, gegen Verletzungen jeder Art sehr empfindlich.

Verletzungen, die Closterium durch feine Glassplitter oder durch den Glasrand der Pipette oder auf andere Weise erhielt, wurden in keinem Falle ausgeheilt; vielmehr wurde stets der Inhalt in wenigen Minuten vollkommen ausgepreßt. Einige Closterien waren so empfindlich, daß sie bei Kultur auf Agarnährboden schon durch die Reibung auf der Unterlage bei der Fortbewegung, besonders wenn bei der Teilung die beiden Tochterzellen auseinderrücken mußten, zum Zerbrechen oder Zerplatzen gebracht wurden. Auch die Fähigkeit, die für manche Siphoneen angegeben wird [2], eine Wunde in der Membran durch einen Plasmapfropfen zu verschließen, scheint ihnen völlig abzugehen.

1) Küster, „Eine kultivierbare Peridinee" (Archiv für Protistenkunde, 1908, pag. 351.

2) Küster, „Pathologische Pflanzenanatomie", 1903, pag. 13.

Eine der wesentlichsten Fragen der Regeneration, ist die der Neubildung der Zellhaut nach Plasmolyse, wie überhaupt das Verhalten der ganzen Zelle nach diesem Eingriff. Schon Klebs gibt an[1]), daß die Desmidiaceen nach Plasmolyse keine neue Membran zu bilden vermögen. Die Frage, ob plasmolysierte Zellen, nachdem die Plasmolyse rückgängig gemacht worden ist, wieder zu wachsen vermögen oder noch teilungsfähig sind, wurde zuerst von Reinhardt[2]) auf Grund von Studien an den verschiedensten Versuchsobjekten behandelt; er führt die Störungen im Wachstum der Membran der jungen Zellhälfte nach Plasmolyse bei Cosmarium auf eine Störung der Wechselwirkung zwischen Plasma und Membran zurück.

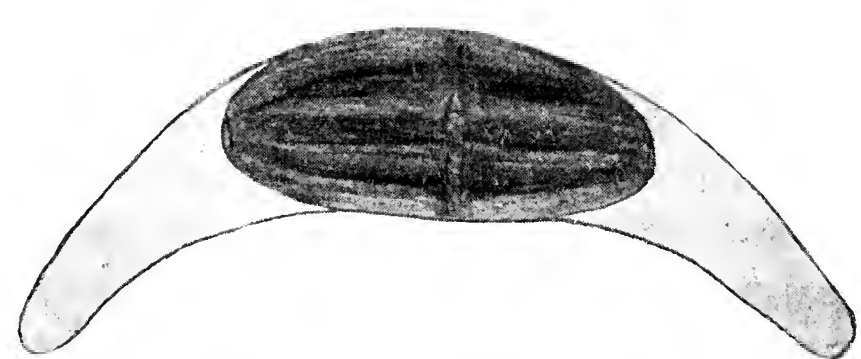


Fig. 1. Closterium moniliferum, schwach plasmolysiert in 15 $^0/_0$ iger Rohrzuckerlösung.

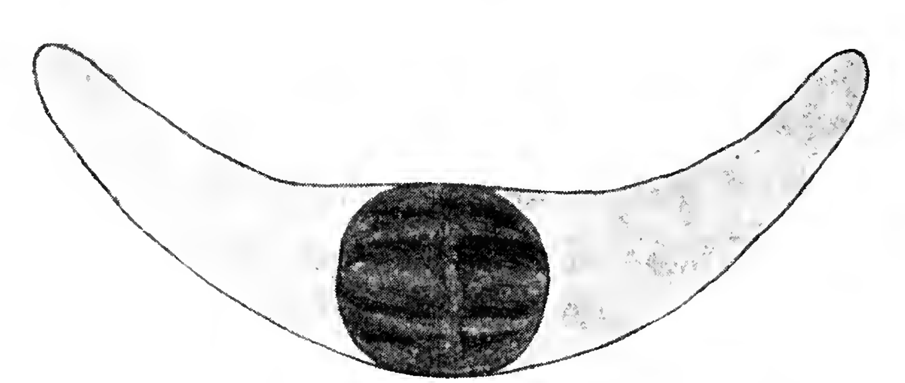


Fig. 2. Clost. mon., stark plasmolysiert in 20 $^0/_0$ iger Rohrzuckerlösung.

Von mir wurde Closterium moniliferum zu den plasmolytischen Versuchen verwandt, die einiges ergaben, was zu diesen Fragen klärend beitragen kann. Zur Plasmolyse benutzt wurde Rohrzuckerlösung von 15 $^0/_0$ bis 20 $^0/_0$. Bei der Plasmolyse hebt sich das Plasma zuerst an den Enden ab, wie auch Reinhardt bei Cosmarium beobachtete. Allmählich trennen sich auch die mittleren Partien des Plasmas von der Zellwand ab; die Endvakuolen verschwinden dabei. Bei schwacher Plasmolyse bildet der ganze Zellinhalt eine ellipsoidische Masse in der Mitte der halbmondförmigen Zellmembran (vgl. Fig. 1), die aber in ihrer Äquatorebene mit einer ringförmigen Zone mit der Membran in Berührung bleibt. Bei stärkerer Plasmolyse wird das Ellipsoid mehr und mehr zur Kugel (Fig. 2) und schließlich hebt sich dann auch der Mittelring, der mit der Membran noch in Berührung stand, allmählich ab. Closterium zeigte sich sehr empfindlich. Bei starker Plasmolyse

1) „Beiträge z. Physiol. der Pflanzenzelle" (Untersuch. d. botan. Inst., Bd. II, p. 489 u. ff. Tübingen 1888).

2) „Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran", (Festschrift f. Schwendener, 1899, pag. 425).

(10 bis 15 Minuten in 20%iger Zuckerlösung) gingen die Exemplare, nachdem die Plasmolyse allmählich rückgängig gemacht und die Objekte in gute Nährlösung, Leucin, gebracht worden waren, stets zugrunde.

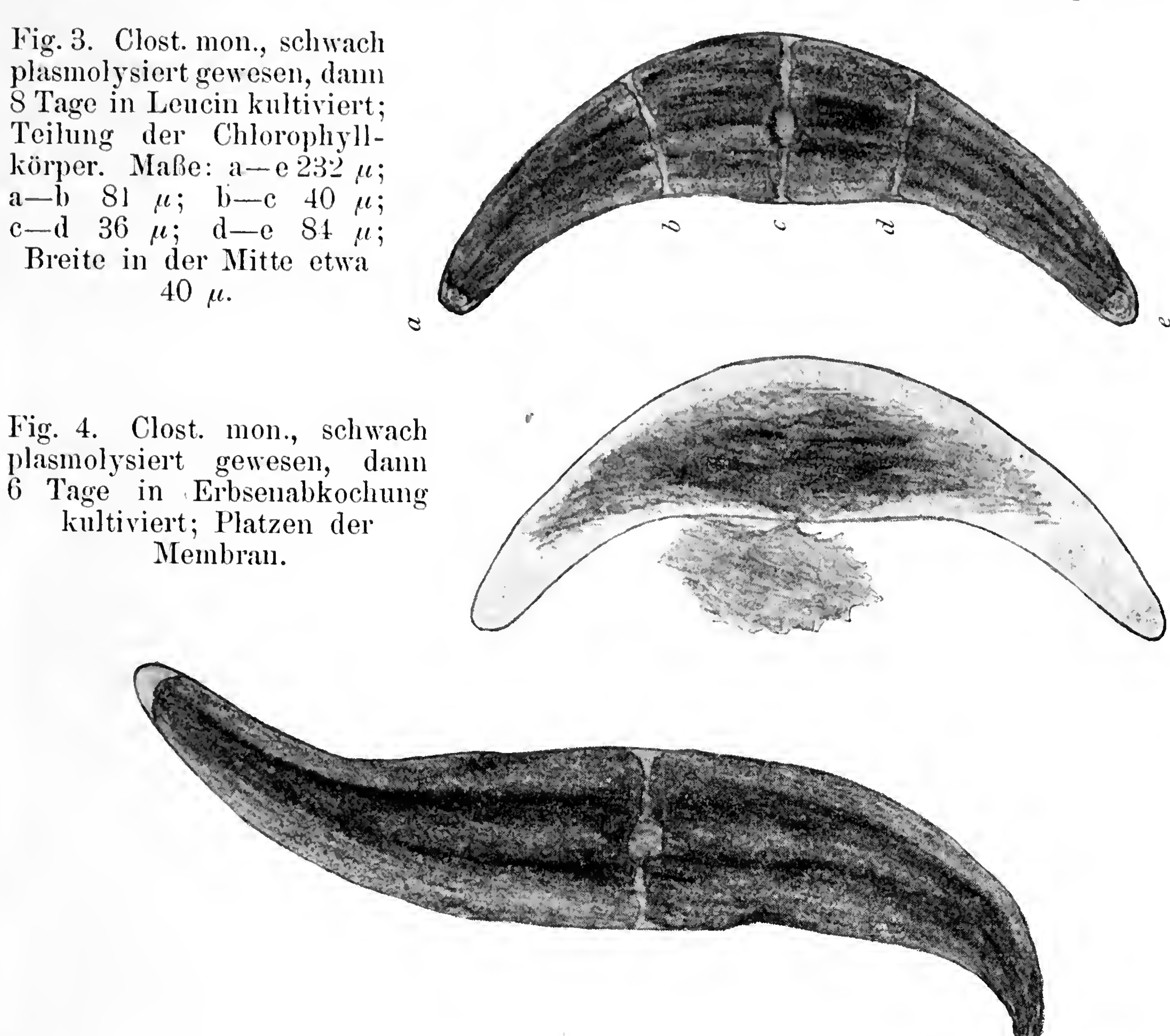


Fig. 3. Clost. mon., schwach plasmolysiert gewesen, dann 8 Tage in Leucin kultiviert; Teilung der Chlorophyllkörper. Maße: a—e 232 μ; a—b 81 μ; b—c 40 μ; c—d 36 μ; d—e 84 μ; Breite in der Mitte etwa 40 μ.

Fig. 4. Clost. mon., schwach plasmolysiert gewesen, dann 6 Tage in Erbsenabkochung kultiviert; Platzen der Membran.

Fig. 5. Clost. mon., nach Plasmolyse in 15% Rohrzucker in Albumin kultiviert; nach 4 Tagen Einschaltung eines Membranzylinders. Ganze Länge 304 μ; größte Breite 42 μ.

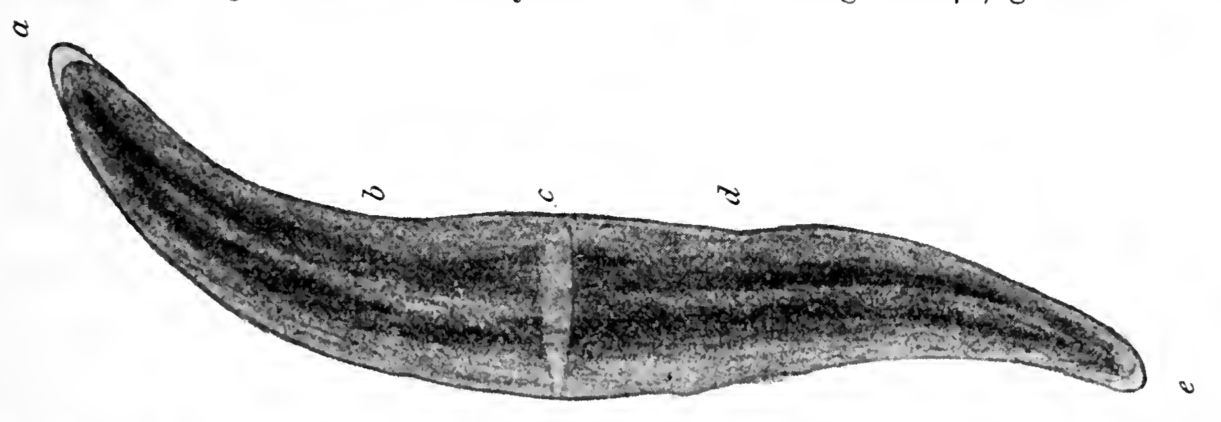


Fig. 6. Clost. mon., nach stärkerer Plasmolyse in 15% Rohrzucker in Leucin kultiviert; nach 4 Tagen Einschaltung eines Membranzylinders. Maße: a—e 333 μ; a—b 136 μ; b—c 35 μ; c—d 34 μ; d—e 132 μ.

Auch die schwächer plasmolysierten Exemplare, selbst wenn sie völlig ausgewachsen waren, ereilte meistens dasselbe Schicksal, obwohl die Plasmolyse stets ganz langsam rückgängig gemacht wurde. Nur wenige

machten hiervon eine Ausnahme und blieben am Leben. Von diesen kamen weitaus die meisten nicht mehr zur Teilung. Sie hielten sich wohl 14 Tage und länger in Nährlösungen, in denen normalerweise alle 2 bis 3 Tage Teilung eintrat, ohne sich jedoch zu teilen. Dabei degenerierte ihr Inhalt meist in der weiter unten beschriebenen Art. Besonders häufig zeigte der Chlorophyllkörper einen Zerfall in der Weise, daß in ihm auf beiden Zellhälften im Abstande $^1/_3$ seiner Länge von der Zellmitte, wo auch bei der normalen Teilung der Trennungsriß auftritt, ein Spalt sich bildet (vgl. Fig. 3), eine Erscheinung, die jedoch auch unter anderen Umständen beobachtet wurde. Andere Zellen platzten, indem in der Mitte, also wohl an der für die Teilung maßgebenden Ringfurche, der ganze Inhalt der Zelle, Plasma wie Chlorophyll, hinausgepreßt wurde (Fig. 4). Vielleicht trat hier bei der guten Ernährung eine starke Anreicherung des Zellinhaltes an osmotisch wirksamen Sub-

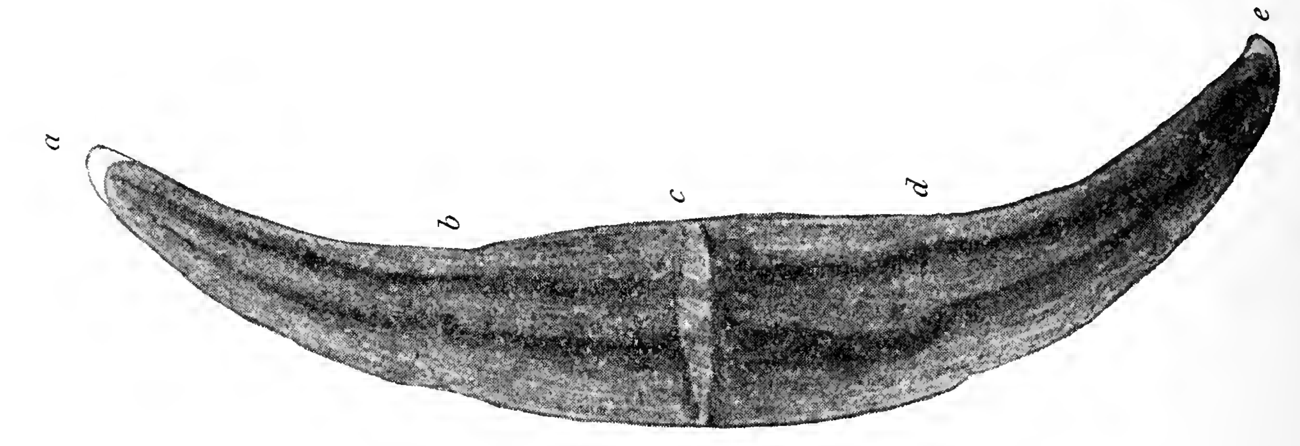


Fig. 7. Clost. mon., dasselbe Individuum, wie in Fig. 6, nach weiteren 2 Tagen; die Form durch Druck des Deckglases verändert. Maße: a—e 380 μ; a—b 130 μ; b—c 62 μ; c—d 60 μ; d—e 132 μ.

stanzen ein, die bei dem Verlust der Wachstumsfähigkeit die Zelle zum Platzen brachten.

Besonders interessant scheinen mir zwei Fälle, in welchen abnormalerweise das Wachstum der Zelle wieder aufgenommen wurde. Diese beiden Exemplare waren mittelstark durch 15 $^0/_0$ige Zuckerlösung plasmolysiert (vgl. Fig. 1) und dann in Leucin resp. Albumin weiter gezüchtet worden. Am 4. Tage wurde in beiden Kulturen eine bedeutende Verlängerung der Zelle meßbar, die dadurch erreicht worden war, daß in der Membran ein Zylinderstück in der Mitte eingeschaltet worden war (vgl. Fig. 5, 6 u. 7). Gleichzeitig waren dabei die beiden Zellhälften gegeneinander um etwa 180^0 gedreht, so daß die ganze Zelle eine *S*-Form aufwies. Weiterhin war bemerkenswert, daß die Haut der Zellen, zum mindesten die des neu hinzugekommenen Zwischenstückes, leicht deformierbar war; schon das Auflegen eines Deckglases genügte daher, um eine Veränderung der Zellenform hervorzurufen; der Längenzuwachs in 2 Tagen betrug etwa 40 bis 45 μ. Bei Beginn der

Beobachtung maßen die beiden Zellen etwa 240 μ. Nach 6 Tagen hatten sie eine Länge von 380 μ erreicht. Die alten Membranen nahmen bei beiden Zellen offenbar nicht an dem Wachstum teil; denn die Ansatzstellen des neuen Membranringes waren schon an der gebrochenen Randlinie deutlich erkennbar, wobei es sich zeigte, daß der Zuwachs nur auf Kosten des eingeschalteten Membranringes zustande gekommen und die Größe der alten Zellenhälften unverändert geblieben war. Durch diesen Zuwachs erlangten die Zellen eine abnorme Größe; sie waren um mehr als $^4/_3$ mal so lang als die normalen Zellen (z. B. 380 μ statt 240 μ). Eine Teilung folgte dem energischen Wachstum nicht.

Teilung wurde überhaupt nur ein einziges Mal nach Plasmolyse beobachtet. Das betreffende Exemplar war schwach plasmolysiert und dann reichlich 14 Tage in guter Nährlösung gezogen worden. Nach Ablauf dieser Zeit vollzog es dann eine Teilung.

Als Ergebnis dieser Beobachtungen wäre folgendes zu verzeichnen:

1. In plasmolysiertem Zustande besitzt die Zelle nicht die Fähigkeit eine neue Membran zu bilden.

2. Die Plasmolyse beeinflußt tiefgehend die Funktionen des Plasmas; der schädigende Einfluß zeigt sich noch lange, nachdem die Plasmolyse rückgängig gemacht worden ist. So verliert die Zelle nach Plasmolyse dauernd oder mindestens auf längere Zeit die Fähigkeit, sich zu teilen. In vielen Fällen führt die schädigende Wirkung der Plasmolyse den Tod herbei oder veranlaßt eine Degeneration des Zellinhaltes (Zerfall der Chlorophyllkörper).

3. Die Eigenschaft der Membranbildung kann nach allmählichem Rückgang der Plasmolyse so weit wieder erworben werden, daß die Zelle an der Ringfurche — vielleicht, weil hier das Plasma mit der Membran im Zusammenhang geblieben war — einen Membranring einzuschalten vermag. Die Bildung der Querwand, die sich sonst an diesen Membranring bei der Zellteilung anzusetzen pflegt, unterbleibt; vielmehr wächst dieser zu einem langen Membranzylinder aus, ohne daß eine Zellteilung erfolgt. Die Zelle macht also nur den Ansatz zu einer normalen Teilung und nimmt dann einen abnormalen Entwicklungsgang. In ganz vereinzelten Fällen kann die Fähigkeit, eine normale Teilung zu vollführen, wieder erlangt zu werden.

3. Abnormale Zellformen und Degenerationserscheinungen des Inhalts.

„Involutionsformen", Zellen, die in Gestalt und Größe von der normalen Zelle abweichen, wurden zuerst von Nägeli an Bakterien

entdeckt. Vergleichbare abnormale Zellformen, die man ebenfalls als Involutionsformen bezeichnen kann, sind auch für Algen, Hefen, Pilzsporen usw. beschrieben worden. Bei den oben behandelten Kulturversuchen traten Involutionsformen, besonders bei Closterium, ziemlich häufig auf. Mit der Abweichung der Zellform von der normalen ging fast immer deutlich wahrnehmbare Degeneration des Inhaltes, des Plasmas, der Chlorophyllkörper usw.. Hand in Hand. Diese Degenerationserscheinungen des Zelleninhaltes werden im zweiten Teil dieses Abschnittes noch näher zu beschreiben sein.

a) Veränderungen der Zellenform.

Involutionsformen wurden an Closterium wie Cosmarium beobachtet.

α) Closterium: Es lassen sich zwei Gruppen unterscheiden:

1. Abnorme Formen, bei denen bei der Teilung die neue Zellhälfte sich normal ansetzt, so daß die Zelle sich zwar aus zwei miteinander kongruenten Zellenhälften zusammensetzt, aber die symmetrische Lage der beiden Zellenhälften verloren geht;

2. solche Formen, bei denen die neue Zellenhälfte verkümmert oder nur schwach ausgebildet wird, so daß die beiden Zellenhälften nicht mehr kongruent sind.

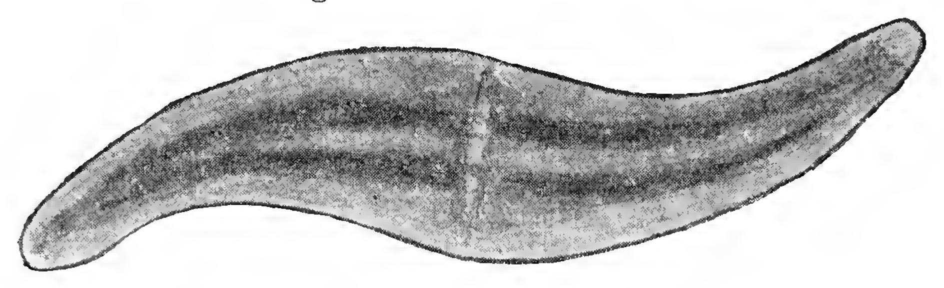


Fig. 8. Clost. mon., Involutionsform nach längerer Kultur in Mist.

1. Beispiele der ersten Gruppe zeigen die Figuren 8 und 10. Sie wurden besonders häufig in Leucinkulturen beobachtet, die durch Bakterien u. dgl. stark verunreinigt waren. Ferner fanden sich ähnliche Formen in alten Kulturen von Pferdemistabkochung, in Asparagin, Galaktose und in anderen Kulturen, die alle Bakterienverunreinigung aufwiesen. Meist traten diese Formen paarweise auf als Ergebnis eines Teilungsschrittes. Auffallend war, daß in vielen Fällen eine Querwand zwischen den beiden Tochterindividuen nicht ausgebildet wurde oder wenigstens die beiden Schwesterzellen anomal lange aneinander hafteten. Beispiele für solche Formen ohne Querwand zeigen Fig. 9 und 11. Diese Formen besaßen eine leicht deformierbare Membran, so daß schon der Druck des Deckglases eine Formveränderung hervorrufen konnte. Besonders interessant war ein in Fig. 9 dargestellter Fall, der in einer alten Kultur von Leucin beobachtet wurde: Es hatten sich bei ihm drei Individuen von normaler Größe und nahezu normaler Gestalt ent-

wickelt, ohne daß eine trennende Querwand zur Ausbildung gekommen wäre, so daß alle drei Individuen miteinander in Plasmaverbindung geblieben waren und das Ganze auch als eine Zelle mit drei Kernen aufgefaßt werden darf. Die Zellhälften des Mutterindividuums, von dem

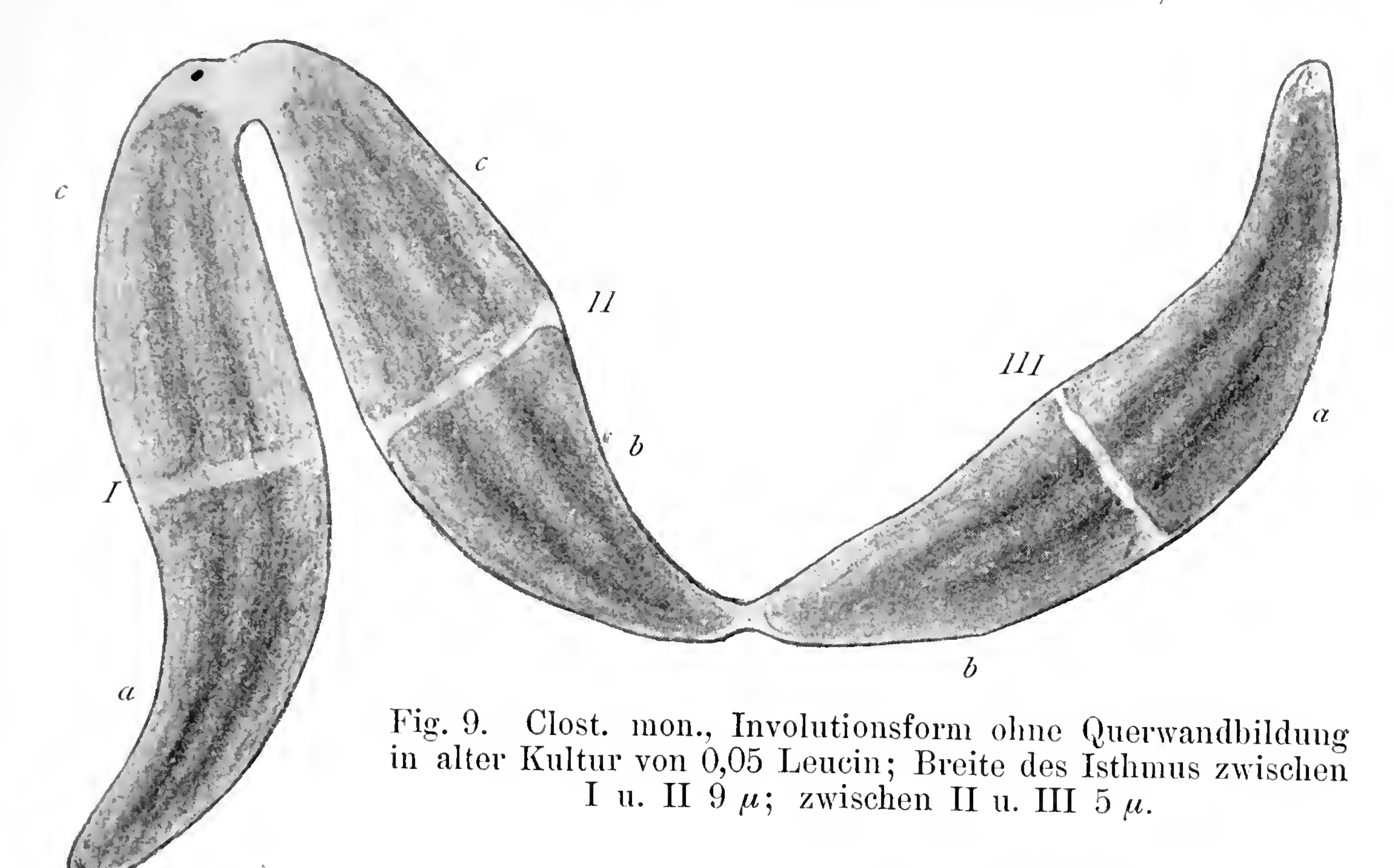


Fig. 9. Clost. mon., Involutionsform ohne Querwandbildung in alter Kultur von 0,05 Leucin; Breite des Isthmus zwischen I u. II 9 μ; zwischen II u. III 5 μ.

sich die in der Figur dargestellte Kettenform ableitet, sind mit *a—a* bezeichnet. Der erste Teilungsschritt, der nur bescheidene Formabweichungen der Zellen vom normalen Typus bringt, lieferte die Zellstücke *b—b*. Bei einer zweiten Teilung entstanden die Zellhälften *c—c*; die beiden daraus entstehenden Tochterindividuen sind auffallend abnorm gestaltet (*S*form, siehe oben).

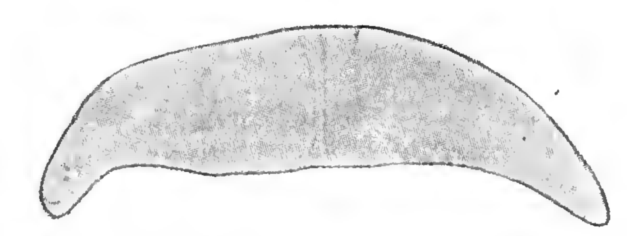


Fig. 10. Clost. mon., Involutionsform nach längerer Kultur in Asparagin.

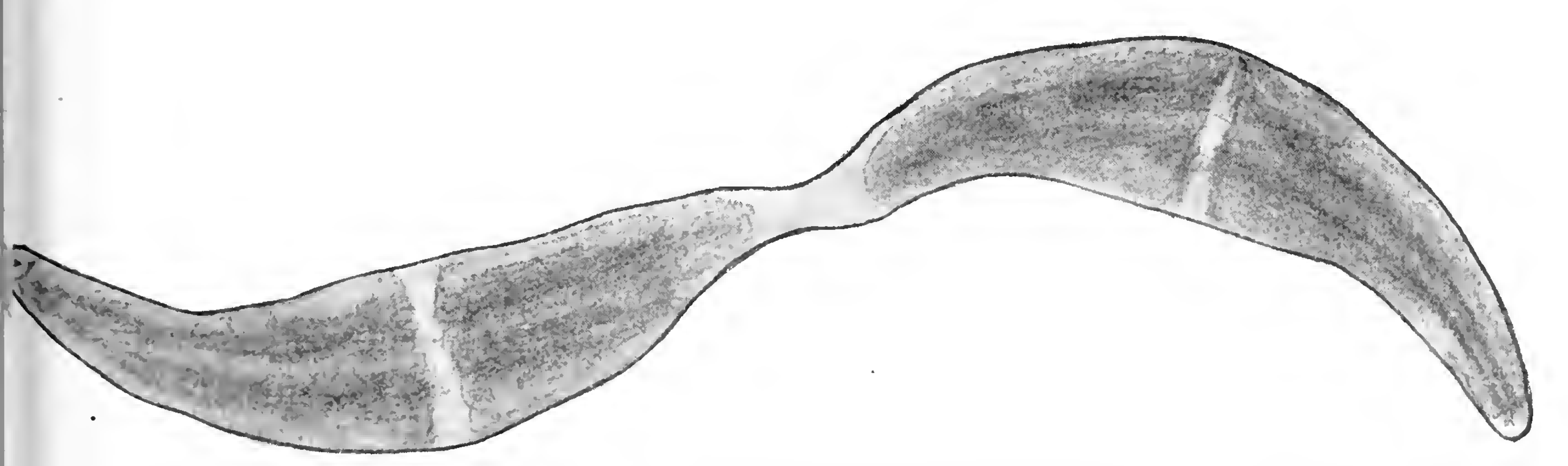


Fig. 11. Clost. mon., Fehlen der Querwand nach längerer Kultur in Galaktose.

Wie ist das Zustandekommen dieser Involutionsformen nun zu erklären? Die früher und namentlich die zuletzt angeführten Beobachtungen führen zu der Vermutung, daß vielleicht diese Involutionsformen als eine Folgeerscheinung der krankhaften Ausbildung der Membran aufzufassen sind, insofern als die unter bestimmten Bedingungen entwickelten Membranstücke, wie schon oben hervorgehoben, sehr leicht deformierbar sind. Es läßt sich unschwer vorstellen, daß bei der aktiven Bewegung der Zelle, oder auch infolge irgendwelcher passiver Verschiebungen, die Spitze oder ein größerer Anteil einer Zelle verbogen und die ihr aufgenötigte abnormale Form und Lage durch weiteres Wachstum fixiert wird. In letzter Instanz wären also für das Zustandekommen der *S*förmigen und anderen Gestaltsabweichungen mechanische Einflüsse verantwortlich zu machen, welche in Anbetracht der leichten Deformierbarkeit der krankhaften Zellhaut in ganz anderer Weise wirksam werden, als normalen Zellen gegenüber. Fig. 10 stellt ein Individuum dar, das anscheinend durch zweimalige Deformation der weichen Membran seine definitive Gestalt bekommen hat. Das Ausbleiben der Querwand (vgl. Fig. 9 und 11) ist ein Symptom, das nach Einflüssen sehr verschiedener Art sich bemerkbar macht; Individuen, welche in besonders bakterienreichen Lösungen sich entwickeln, erfahren sehr oft die beschriebene unvollkommene Teilung. — Es ist nicht zweifelhaft, daß chemische Einflüsse seitens der Bakterien ursächlich die erste Rolle dabei spielen. Zu erinnern wäre aber hier daran, daß die Querwandbildung auch an denjenigen Individuen wiederholt ausblieb, die nach Plasmolyse Wachstum erfuhren; hier unterblieb allerdings die Kernteilung. — Bedingungen also, welche ein Einschalten eines Membranzylinderstückes, Vermehrung des Plasmas und der Chromatophorensubstanz und Teilung des Kernes gestatten, können, wie daraus hervorgeht, für die Ausbildung des die Zelle septierenden Querwandstückes ungenügend sein. Insbesondere Fig. 9 läßt erkennen, daß auch dann, wenn die Querwandbildung ausbleibt, die Tochterindividuen nicht nur zu normaler Größe gelangen können, sondern auch zur Bildung einer neuen Generation befähigt sind.

2. Unter einer zweiten Gruppe wollen wir die Formen zusammenfassen, die durch abnormales Wachstum einer Zellhälfte zustande kommen (vgl. Fig. 12 und 13). Je nach der Entwicklung der jungen Zellhälfte ist hier eine ganze Skala von Gestaltungen möglich. Solche Formen sind ebenfalls teilungsfähig, so daß bei einer zweiten und dritten Teilung die absonderlichsten Formen, die in ihrem Äußeren kaum noch oder überhaupt nicht mehr den Gestaltcharakter der Gattung erkennen lassen,

entstehen können. Auf solche Weise sind die in den Figuren 14, 15 und 16 abgebildeten Formen, die alle Krüppelformen von Closterium moniliferum darstellen, entstanden zu denken. Der Bildung der in Fig. 14–20 dargestellten Individuen gehen mindestens zwei in ihren Produkten abnormale Teilungsschritte voraus; das in Fig. 14 abgebildete Individuum leitet sich offenbar von einer Form her, die der in Fig. 13 I abgebildeten entsprochen haben mag; das in Fig. 16 abgebildete wohl von einer Form, die der Fig. 12 gleichen mochte. Auch bei einem anderen Closterium (Fig. 22) wurden ähnliche Formen beobachtet: die in Fig. 21 dargestellte Bildung ist wohl so entstanden zu denken, daß das Ganze das Ergebnis zweier vollständiger Teilungen ist, ausgehend von einem normalen Individuum; das Ergebnis der ersten Teilung

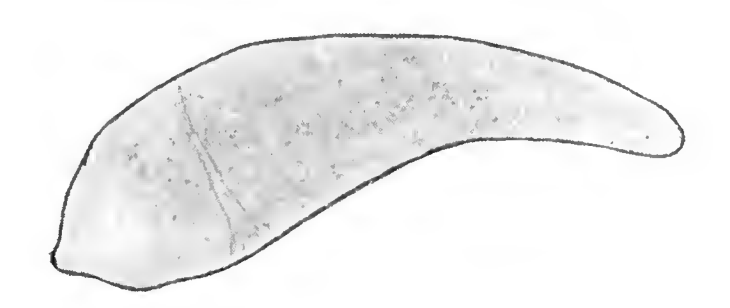


Fig. 12. Clost. mon., Involutionsform nach Kultur in Dulcit mit Leucinzusatz

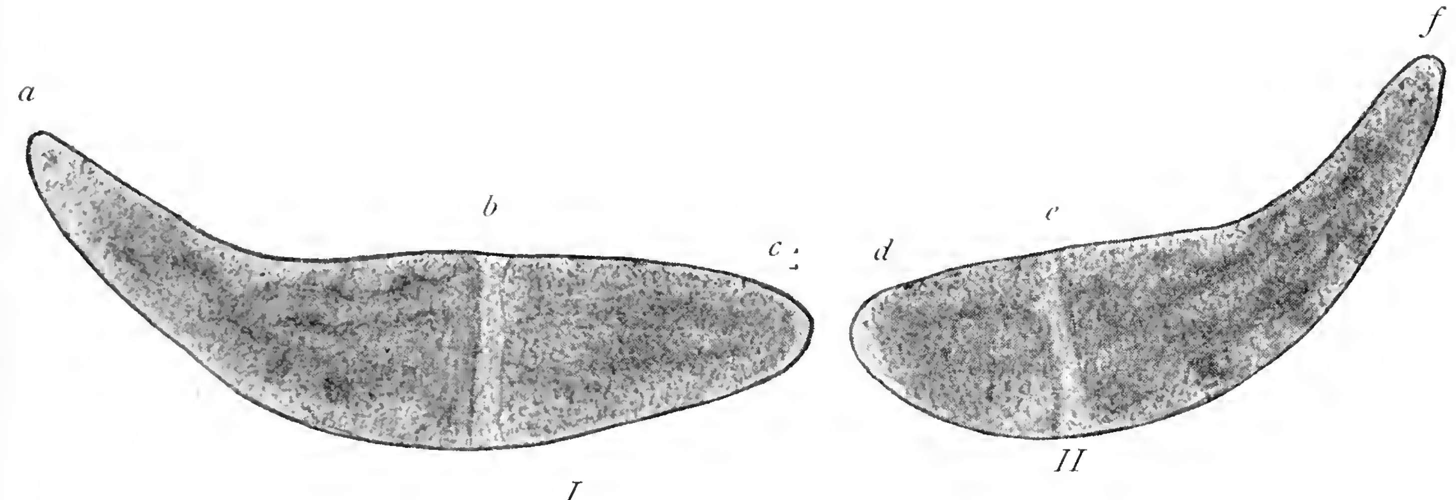


Fig. 13. Clost. mon., Involutionsformen, entstanden durch Teilung eines degenerierten Exemplares. Maße: a—b 112 μ; b—c 80 μ; d—e 44 μ; e—f 116 μ.

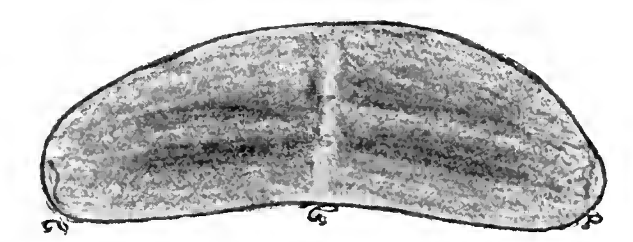


Fig. 14. Clost. mon., Involutionsform aus einer Kultur in 2 % Dulcit und 0,05 % Leucin; Hemmungsbildung. Maße: a—c 164 μ (normal etwa 230—240 μ); a—b 86 μ; b—c 80 μ.

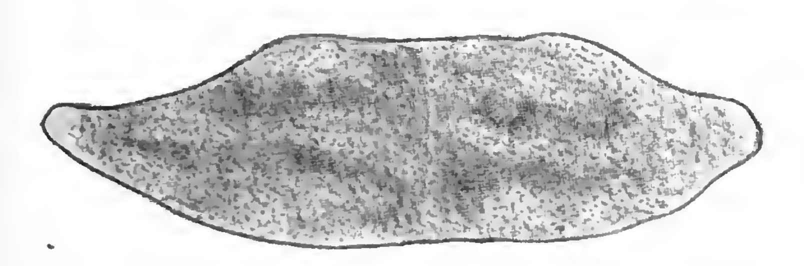


Fig. 15.

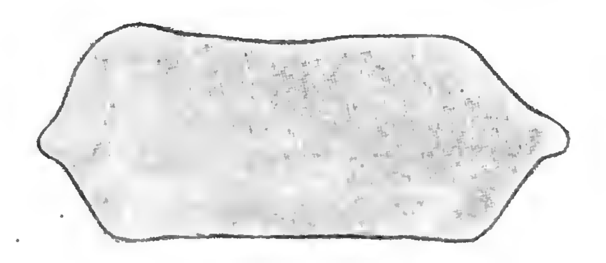


Fig. 16.

Fig. 15 u. 16. Clost. mon., Involutionsform durch Hemmung nach Kultur in Leucin auf Eis.

waren zwei Involutionsformen mit unvollkommen ausgebildeter junger Zellhälfte; trotzdem trat eine zweite Teilung ein, bei der die ursprünglichen normalen Zellenhälften (I und II) zugrunde gingen. Fig. 22 zeigt ein normales Individuum in gleichem Maßstabe zum Vergleich.

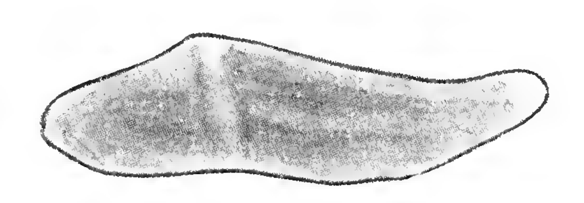


Fig. 17. Clost. mon., Involutionsform durch Hemmung in Dulcit mit Zusatz von Leucin.

Die hier behandelten Formabweichungen konnten sich noch mit den als erste Gruppe geschilderten (Fehlen der Querwand, falsche Krümmung der neuen Zellenhälfte usw.) verbinden. Setzt sich z. B. die neue abnormal gestaltete Zellhälfte schief an, so entstehen Formen, wie die in Fig. 17 dargestellte. Bleibt auch noch die Querwand aus, so entstehen abenteuerliche Gestalten, wie sie in den Figuren 18, 19 und 20 dargestellt sind;

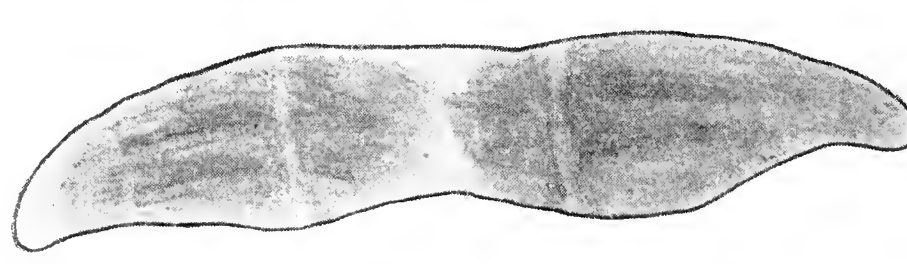


Fig. 18.

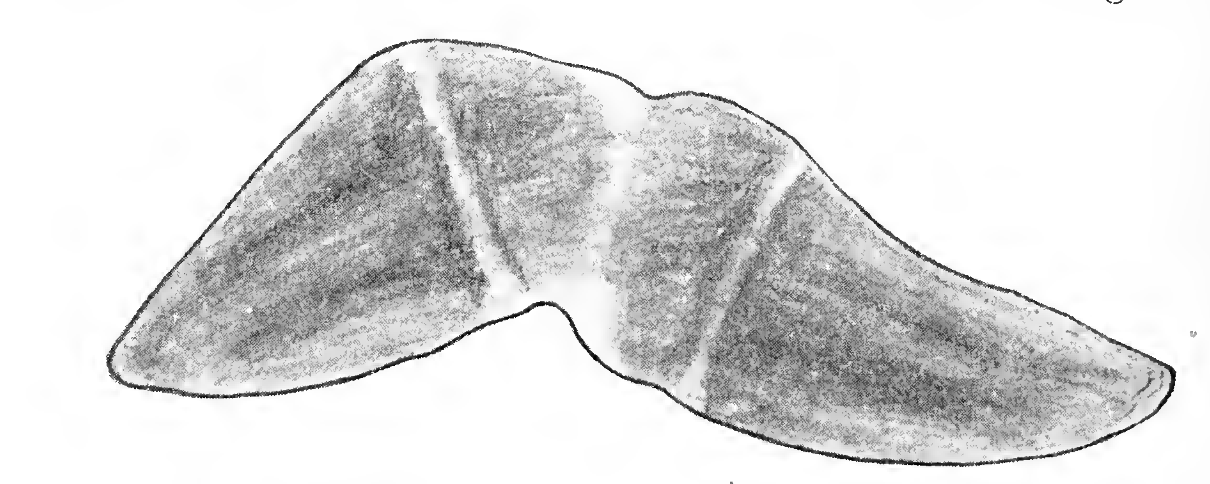


Fig. 19.

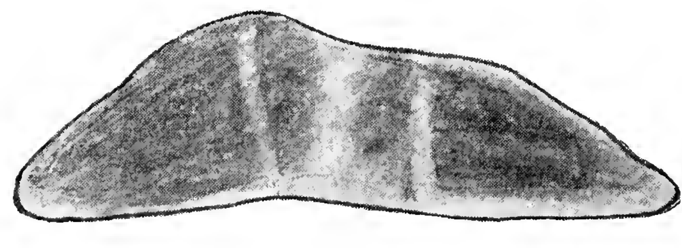


Fig. 20.

Fig. 18, 19 u. 20. Clost. mon., Involutionsformen, Hemmungsbildung und Fehlen der Querwand, gezüchtet in 2 % Maltose nach Vorbehandlung in Leucin (stärker vergrößert).

ihre Entwicklungsgeschichte läßt sich leicht aus den Figuren herleiten. Wodurch wurden nun diese Involutionsformen der zweiten Gruppe hervorgerufen?

Offenbar dürfen wir alle als Hemmungsbildungen ansprechen, d. h. ein in allen wesentlichen Stücken normaler Entwicklungs- und Wachstumsvorgang wird vorzeitig sistiert. Hemmungsbildungen der geschilderten Art traten auf in Dulcit, Rohrzucker, Maltose und anderen

in Konzentrationen von 2—6 %, denen entweder Leucin in geringen Mengen zugesetzt worden war, oder bei Kultur von Individuen, die zunächst in Leucinlösung zu üppiger Teilung angeregt und aus ihr in die eben angeführten Dulcit- und anderen Nährlösungen übertragen worden waren. Bei den im ersten Abschnitt behandelten Kulturversuchen hatten sich Dulcit und die Zuckerlösungen im wesentlichen als unbrauchbar erwiesen (s. oben). In Lösungen, welche außer ihnen noch geringe Mengen Leucin enthielten, traten aber, wie wir sahen, noch Teilungen ein. Ernährt man die Desmidiaceen mit gleichen Leucinmengen ohne Verabfolgung von Dulcit usw., so fallen die Teilungen der Desmidiaceen normal aus. Unsere Versuchsergebnisse wären demnach dahin zu deuten, daß nicht die geringen Mengen des dargebotenen Leucin die Hemmung der Entwicklung bedingen, sondern die gleichzeitig dargebotenen Kohlenstoffverbindungen (Dulcit, Rohrzucker usw.) dafür verantwortlich zu machen sind. Mit großer Wahrscheinlichkeit dürfen wir diese Wachstumshemmung auf die durch Beigabe von Dulcit usw. bedingte Steigerung des osmotischen Druckes im Nährlösungstropfen zurückführen. Es ist bekannt, daß bei Organismen der verschiedensten Art Erhöhung des osmotischen Druckes die Wachstumsgeschwindigkeit herabsetzt und den Umfang der Zellen bescheidener ausfallen läßt, als die Behandlung mit Lösungen von geringerem osmotischen Druck. An dieser Stelle mag darauf verwiesen sein, daß ganz ähnliche Krüppelformen Klebs bei Kultur von Euastrum in Rohrzuckerlösung erhielt[1]).

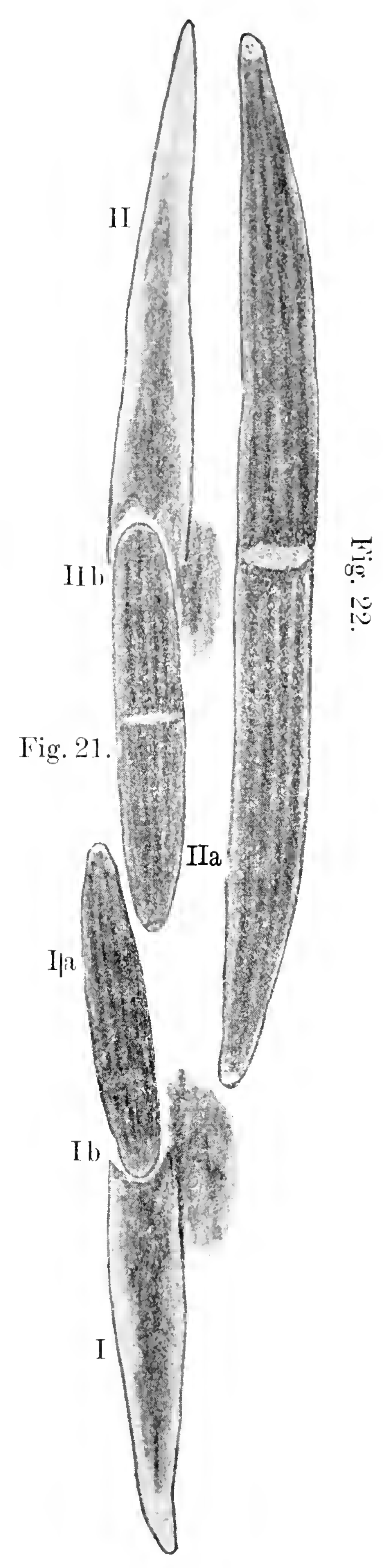


Fig. 21. Closterium acerosum Ehrl., Hemmungsbildung nach längerer Kultur in Leucin.
Fig. 22. Clost. acerosum, normales Exemplar.

1) Klebs a. a. O., Bd. II, pag. 547.

Eine andere Art der Entstehung derselben abnormalen Formen ist die folgende: Wurden Exemplare, deren Zellinhalt unter dem Einfluß starker Bakterienverunreinigung der Kulturen stark degeneriert war (Schrumpfung der Chloroplasten usw.; siehe den zweiten Teil dieses Kapitels), in gute Nährlösung, Leucin, übertragen, so kamen sie bisweilen zur Teilung, brachten aber meist nur noch unvollkommene Tochterindividuen hervor (Fig. 13). Hier besitzt also die unter ungünstigen Bedingungen degenerierte Zelle nicht mehr die Fähigkeit, normale Individuen hervorzubringen.



Fig. 23. Cosmarium botrytis (Menegh.), normales Exemplar.

Gleiche Effekte ließen sich erzielen, wenn die Kulturen auf Eis gestellt wurden. Die niedrigen Temperaturen schlossen weder Wachstum noch Teilung aus; doch stellten die Tochterhälften, ähnlich wie bei dem in Fig. 13 dargestellten Zellenpaare, ihr Wachstum vorzeitig ein.



Fig. 24.

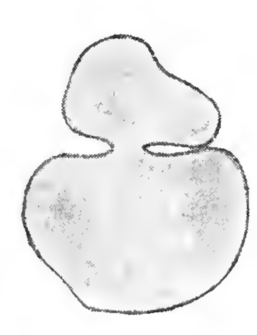


Fig. 25.

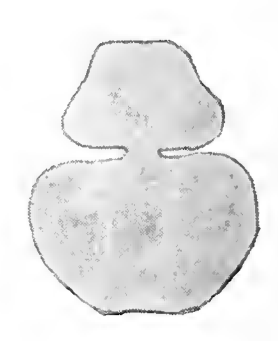


Fig. 26.

Fig. 24, 25 u. 26. Cosm. botr., Hemmungsbildungen in Rohrzucker und Leucin.

β) Cosmarium: Cosmarium ist der Ausbildung von Involutionsformen weniger günstig. Doch wurden auch bei ihm Formen, die der soeben behandelten zweiten Gruppe bei Closterium entsprechen, mehrfach beobachtet. Man vergleiche Fig. 23, 24, 25 u. 26. Auch diese Formen wurden erhalten in einer Kultur von 5 % Rohrzucker mit Leucinzusatz, d. h. in einer Lösung hohen osmotischen Druckes bei Gegenwart eines zur Teilung anregenden Stoffes. Ursächlich ist ihre Entstehung wohl ebenso zu deuten, wie die der entsprechenden Formen von Closterium. Bei der Ausbildung solcher unsymmetrischen Formen, wie z. B. Fig. 25 eine darstellt, mag vielleicht der an den verschiedenen Stellen des Kulturtropfens nicht immer gleiche osmotische Druck als Ursache mit in Betracht kommen; bei intensiver Besonnung dürften Konzentrationsunterschiede der Lösung in Uhrschälchenkulturen wohl gar nicht so unerheblich sein, wie man aus den beim Schütteln sichtbaren Schichten und Schlieren schließen kann.

Unter den Involutionsformen von Cosmarium fand sich auch eine merkwürdige Form, die in Fig. 27 dargestellt ist. Die Form ist dadurch interessant, daß hier durch Umstände, über deren Natur ich nichts näheres angeben kann, ein Stück der Zellhaut zum Wachstum gebracht wurde, das normaler Weise nicht mehr zum Wachstum hätte kommen sollen. Auch von andern Konjugaten wissen wir, daß durch Reize, welche auf die ganze Oberfläche der Zelle wirken oder nur bestimmte Teile von dieser treffen, lokalisiertes Flächenwachstum der Membran hervorgerufen werden kann. Um nur ein Beispiel zu nennen, erwähne ich, daß Borge[1]) bei Kultur fadenbildender Konjugaten in Zuckerlösungen die Zellen an eng lokalisierten Stellen zu rhizoidenartigen Gebilden auswachsen lassen konnte.

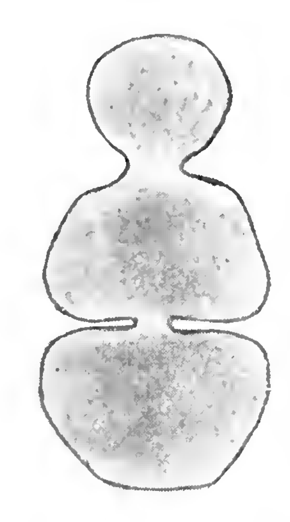


Fig. 27. Cosm. botr., merkwürdige Degenerationsform, in Rohrzucker und Leucin erhalten.

b) Degenerationserscheinungen des Zellinhaltes.

Folgende Degenerationserscheinungen kamen besonders häufig zur Beobachtung:

1. Degeneration des Zytoplasmas: Weitaus am häufigsten wurde bei dem Zytoplasma eine körnige Degeneration beobachtet; es bildeten sich Niederschlagspartikelchen, so daß die ganze Zelle granuliert und dunkler als unter normalen Verhältnissen erschien, eine Degenerationserscheinung, wie sie schon oft beobachtet worden ist[2]). Diese Granulierung wurde bei Closterium und Cosmarium beobachtet und zwar nach längerer Kultur in organischen Nährlösungen wie Leucin, Albumin, Mistabkochung u. dergl. Ob diese Erscheinung der organischen Er-

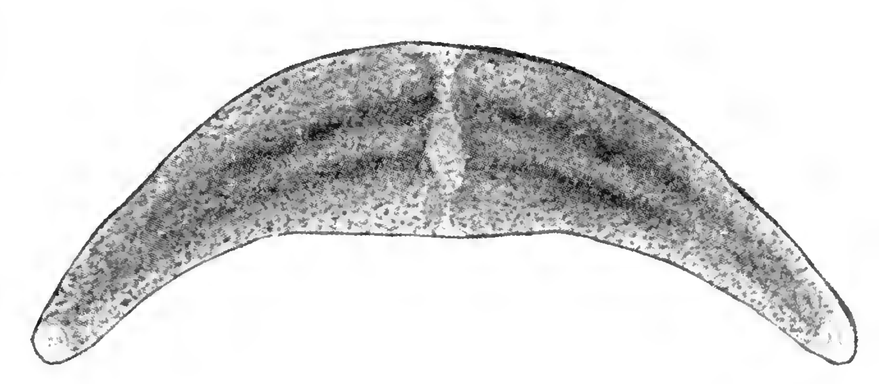


Fig. 28. Closterium moniliferum, körnige Degeneration des Zytoplasmas nach längerer Mistkultur.

1) „Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen". Upsala 1894.

2) Küster, „Neue Ergebnisse auf dem Gebiete der pathol. Pflanzenanatomie" (Ergebnisse der allgem. Pathol. u. pathol. Anat. d. Menschen und der Tiere, 1907, XI. Jahrg.).

nährung oder der Wirkung von Bakterienverunreinigungen zuzuschreiben ist, muß dahingestellt bleiben. Diese Niederschlagspartikelchen färbten sich mit Jod gelbbraun. Die Granulation trat bisweilen so massenhaft auf, daß die Umrisse der Chlorophyllkörper und des sonstigen Zellinhaltes undeutlich wurden (vgl. Fig. 28). Diese Degenerationserscheinung verband sich oft mit anderen Degenerationserscheinungen. Bei Dunkelkulturen im Leucin wurde diese Granulation nicht beobachtet.

Eine weitere Degenerationserscheinung des Zytoplasmas war seine „vakuolige Degeneration". Sie wurde bei Individuen beobachtet, die aus Nahrungsmangel schließlich zugrunde gingen, z. B. an Closterien, die in Knop'scher Nährlösung eingingen; auch in Knop'scher Nährlösung, kombiniert mit Rohrzucker, zeigte sich dieselbe Erscheinung. Auch für andere Objekte wurde (Küster a. a. O.) vakuolige Degeneration des Zytoplasmas als Hungererscheinung beschrieben. Die Wiedergabe eines vakuolig degenerierten Closteriums findet sich in Figur 29. Dasselbe wurde in einer Kultur beobachtet, in der die Individuen bei Leucinernährung im Dunkeln schließlich aus Nahrungsmangel zugrunde gingen. Der Beginn der vakuoligen Degeneration macht sich meist an dem Größerwerden der Endvakuolen bemerkbar; die Gipskriställchen ballen sich dabei zusammen und verschwinden. Mit der vakuoligen Degeneration des Zytoplasmas kombiniert sich stets eine Degeneration der Chlorophyllkörper, offenbar eine weitere Folgeerscheinung des Hungerzustandes.

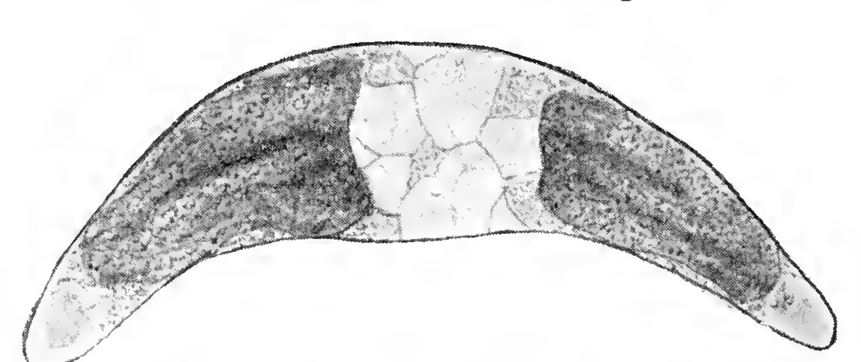


Fig. 29. Clost. mon., vakuolige Degeneration des Zytoplasmas in Knopscher Nährlösung mit Zusatz von Rohrzucker.

2. Degeneration der Chlorophyllkörper: Sie wurde bei Closterium moniliferum besonders gut beobachtet; die Art der Degeneration war sehr verschieden. Sehr häufig war ein Abblassen der Chlorophyllkörper bei Closterium und Cosmarium erkennbar, das bei Kultur in Leucin im Dunkeln eintrat. Auch bei Kulturen unter normalen Lichtverhältnissen trat ein Abblassen der Chloroplasten ein, wenn die Desmidiaceen in organischen Lösungen, wie Mist, Leucin usw. längere Zeit gezogen wurden. Daß organische Ernährung die Chloroplasten von Algen zur Rückbildung bringen kann, ist bekannt[1]). Wahrscheinlich

[1]) Zumstein, „Zur Morphol. u. Phys. d. Englena gracilis" (Jahrb. für wissensch. Bot., 1900, Bd. XXXIV, pag. 149). — Artari, „Über d. Bildung d. Chlorophylls durch grüne Algen" (Ber. d. D. Bot. Ges., 1902, Bd. XX, pag. 201).

ist aber für unseren Fall, daß die reichliche Teilung und die starke Volumenzunahme der Chloroplasten zu dieser Erscheinung beitrug. Eine vollkommene Entfärbung wurde weder hier, noch bei Dunkelkultur erreicht.

Unter ungünstigen Bedingungen zeigte sich ungemein häufig bei Closterium eine Degeneration der Chloroplasten darin, daß sie in jeder Zellhälfte in zwei Teile zerfielen, so besonders in Kulturen, die durch Bakterien verunreinigt waren. Merkwürdig war dabei, daß immer an derselben Stelle dieser Zerfall eintrat, und zwar im Abstande ein Drittel der Länge der Zellhälfte von der Mitte der Zelle. Die einzelnen Teile jedes Chlorophyllkörpers verhielten sich also wie 1 : 2. So wurden z. B. an verschiedenen Exemplaren für die Länge der Teile des Chlorophyllkörpers während dieses Zerfalles folgende Maße, ausgedrückt in μ gefunden: 76 : 37; 76 : 38; 72 : 36; 72 : 37; 69 : 35; 66 : 35. Diese Stelle des Chlorophyllkörpers ist also bei dieser Degeneration besonders ausgezeichnet; es ist dieselbe Stelle, an der auch nach erfolgter Zellteilung die Teilung der Chlorophyllkörper vor sich geht[1]). Offenbar hat diese Stelle eine besondere Struktur, so daß hier der Zerfall leicht eintritt. In dem Zerfallsvorgang eine unvollkommene Teilung des Zellinhalts zu sehen, halte ich nicht für zulässig, da der Vorgang durch den ihm

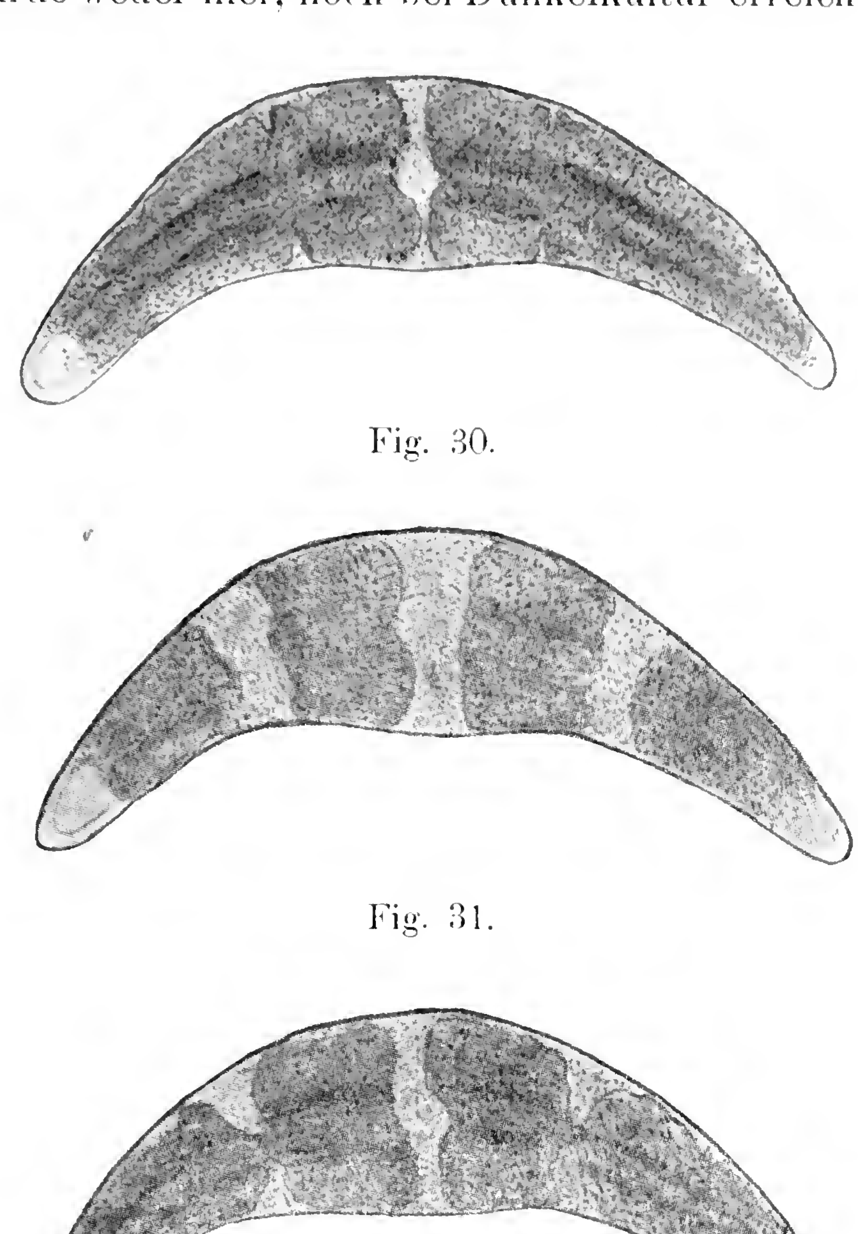


Fig. 30, 31 u. 32. Verschiedene Stadien des Zerfalles der Chlorophyllkörper nach längerer Kultur in Mistabzug.

1) A. Fischer, „Über Zellteilung der Closterien“ (Bot. Ztg., 1883, p. 224).

bald folgenden Tod der Zelle sich als Degenerationsvorgang zu erkennen gibt. Die Figuren 30, 31 und 32 geben verschiedene dieser Zerklüftungsstadien wieder. Nach dem Zerfall kontrahieren sich die Chloroplasten nicht unerheblich (Fig. 32) bis zum Tode der Zelle. Häufig ist damit die vakuolige Degeneration des Cytoplasmas verbunden. Bisweilen tritt übrigens die Kontraktion der Chlorophyllkörper auch ohne vorangehende Zerklüftung ein. Die Vorgänge der Kontraktion stellen im Grunde nichts anderes dar, als was Moore[1]) und andere unter dem Einfluß direkter Besonnung oder bei Kultur im Dunkeln an Algenchromatophoren beobachtet haben.

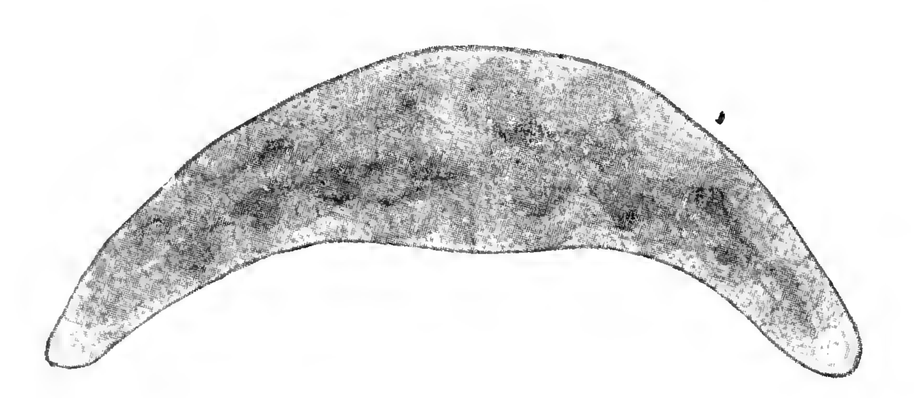


Fig. 33. Clost. mon., Schrumpfung des Chlorophyllkörpers nach längerer Kultur in Leucin bei Gegenwart von Bakterien.

Eine weitere Art der Chloroplastenkontraktion, bei welcher die Farbstoffträger ihrer ganzen Länge nach wellige Umrisse annehmen, ist in Fig. 33 dargestellt.

Über die Regeneration degenerierter Chloroplasten, über die wir noch sehr wenig orientiert sind, konnte ich nur soviel mit Sicherheit ermitteln, als es bei Closterium festzustellen gelang, daß Zellen mit kontrahierten Chloroplasten sich teilen und normale Chromatophorensubstanz produzieren konnten (vgl. Fig. 13). Allerdings erreichten in beiden Fällen, in welchen Zellen mit kontrahiertem Chloroplasten zur Teilung kamen, die Tochterindividuen nicht die normale Größe (vgl. Fig. 13).

Die hier angeführten Fälle erschöpfen natürlich die Pathologie der Desmidiaceen keineswegs. Da aber eine eingehende Behandlung dieser zellenphysiologischen Fragen nicht beabsichtigt wurde, so blieben manche anderen Degenerationserscheinungen, wie die des Zellkerns usw., unberücksichtigt. Eine eingehende Bearbeitung der Pathologie dieser Gruppe dürfte für die Lehre von der Zelle noch manchen Gewinn bringen.

4. Beobachtungen über die Gallerte der Desmidiaceen.

Unter den Desmidiaceen ist bekanntlich eine ganze Reihe von Formen durch eine ständige Gallerthülle ausgezeichnet. Diese wurde ebenso, wie die bei manchen Formen festgestellte Bewegungsgallerte,

---

1) „Studies in vegetable biology, IV" (Linn. Journ., 1888, T. XXIV, pag. 351).

zuerst von Klebs eingehend beschrieben, der nachwies, daß sie nicht durch Verschleimung der Membran, sondern durch Ausscheidungen des Cytoplasmas entsteht[1]. Die Art der Ausscheidung wurde dann von Hauptfleisch[2] und Lütkemüller[3] klargestellt, indem der eigenartige Porenapparat, der bei den meisten Formen festgestellt wurde, und seine Funktion richtig gedeutet wurde. Ist somit die Art der Entstehung für die Gallerte bekannt, so ist jedoch ihre physikalisch-chemische Beschaffenheit noch wenig erforscht. Jedenfalls weist sie große Abweichungen auf gegenüber den sonst im Pflanzenreich durch Membranverschleimung gebildeten Schleimen und Gallerten. Klebs gibt in seiner Abhandlung einige charakteristische physikalische Eigenschaften an, wie die Abstoßung von eingelagerten Niederschlägen usw.; auf Grund dieser Beobachtungen kommt er hinsichtlich der Struktur der Gallerte zu der Anschauung, daß diese aus einer zarten, schwach lichtbrechenden Grundsubstanz, die Farbstoffen und Reagentien gegenüber sich sehr indifferent verhält, und einem zweiten Hauptbestandteil besteht, der in Stäbchenstruktur eingelagert ist und verschiedene charakteristische Eigenschaften aufweist, wie Verquellung nach Einlagerung fester Niederschläge, lebhafte Färbbarkeit usw. Diese Anschauung wird von Hauptfleisch auf Grund seiner anatomischen Studien nicht geteilt, so daß die Frage noch als wenig geklärt zu betrachten ist.

Gelegentlich der hier behandelten Versuche wurde nun ein merkwürdiges Verhalten der Hüllgallerte von Hyalotheca dissiliens gegenüber einigen Fermenten beobachtet, das im folgenden geschildert werden mag, ohne daß auf eine Deutung eingegangen werden soll.

Die Hüllgallerte, die ja nur sehr schwach lichtbrechend ist, wurde durch chinesische Tusche unter dem Deckglas sichtbar gemacht und der Umriß mit dem Zeiss'schen Zeichenapparat gezeichnet. Dann wurde die Tusche fortgewaschen und 5—10 Minuten eine Lösung von Diastase durchgesogen und schließlich zur Sichtbarmachung wieder Tusche zugesetzt. Jetzt zeigte sich eine starke Quellung um das vier- bis sechsfache der Breite der Gallerte. Je nach Beschaffenheit des Fadens konnte die Quellung verschieden ausfallen; begünstigt wurde sie anscheinend, wenn man das Objekt in der Diastaselösung auf 5—10 Minuten in einen Thermostaten von 30° bis 35° brachte. Fig. 34 zeigt

1) „Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten". Unters. aus d. bot. Inst. Tüb. 1886/88, Bd. II., pag. 333.

2) „Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen", Dissert. Greifsw. 1888.

3) „Die Zellmembran der Desmidiaceen", Beitr. z. Biol. d. Pfl. (Cohn), 1902, Bd. VIII, pag. 347.

einen normalen Faden von Hyalotheca; die eben erst durch Teilung entstandenen Zellhälften zeigten einen heller gefärbten Inhalt als die älteren ruhenden; dementsprechend veranschaulichen die dunkel schattierten Stellen in der Figur die älteren Zellhälften, die also auch alte Gallertprismen besitzen. Die mittleren Zellen haben erst eben eine Teilung vollendet, wie an den gerade sich bildenden Gallertprismen zu erkennen ist, die durch Methylenblau, Neutralrot usw. leicht nachweisbar sind. Fig. 35 zeigt den Faden nach 5 Minuten langer Diastasebehandlung. Aus der Figur geht hervor, daß die Gallerte über den verschiedenen Zellen sich verschieden verhält: die älteren Zellhälften sind von einer viel stärkeren Hülle umgeben als die jungen, bei denen sich eben erst eine Gallerte bildet oder gebildet hat. — Dieselbe Quellungserscheinung wurde auch nach Behandlung mit Invertin beobachtet.

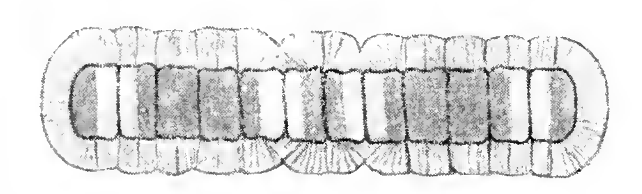


Fig. 34. Hyalotheca dissiliens, normale Gallert; Stäbchenstruktur durch Färben mit Neutralrot sichtbar gemacht.

Im Gegensatz zu ihrem Verhalten in Fermenten erfuhr die Gallerte in manchen Farbstofflösungen, wie Neutralrot, Methylenblau, intensive Schrumpfung. Längere Wirkung ließ die Gallerte zu einer ganz dünnen Schicht, vielleicht nur $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{10}$ so breit wie zu Beginn des Versuches zusammensinken. Durch Auswaschen des Farbstoffes wurde die Schrumpfung wieder vollkommen rückgängig gemacht. Bei schwacher Färbung trat die Stäbchenstruktur deutlich hervor.

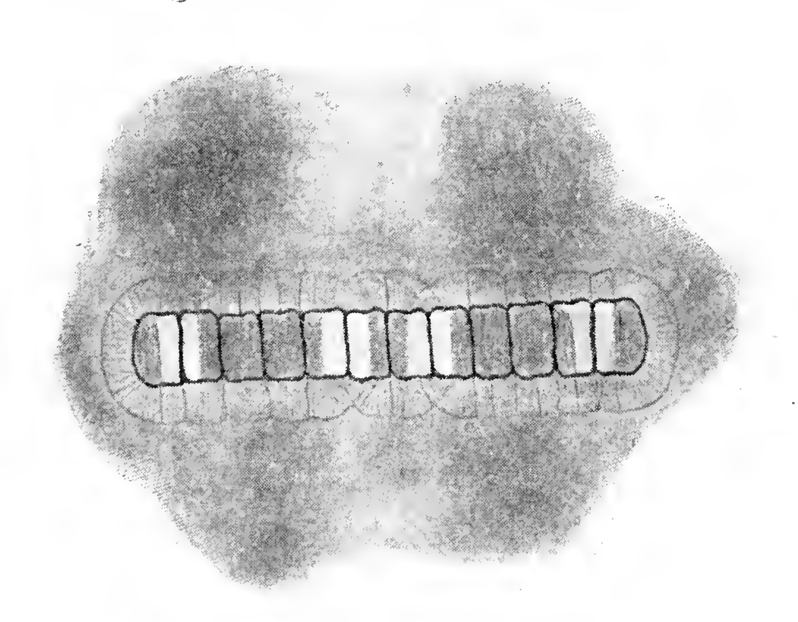


Fig. 35. Hyaloth. dissil., Quellung nach Behandlung mit Diastaselösung.

Läßt man nun diese Farbstoffe auf die durch Diastasebehandlung gequollenen Gallertmassen einwirken, so tritt auch hier sofort eine Schrumpfung ein. Dabei zeigt sich, daß in dieser gequollenen Masse eine Schicht von der ursprünglichen Breite der Gallerte unverändert deutliche Stäbchenstruktur zeigt, so daß also die Quellung nicht auf Kosten der Stäbchen geschehen ist. Ist sie überhaupt der Gallerte zuzuschreiben, so wird man also wohl einen zweiten Bestandteil, vielleicht den, der von Klebs als homogene Grundsubstanz angesehen wurde,

für die Quellung verantwortlich zu machen haben. Die zurückgebliebene Stäbchengallerte zeigte genau, wie vorher, bei stärkerer Einwirkung des Farbstoffes Schrumpfung, die auch durch Auswaschen wieder rückgängig gemacht werden konnte. Beim Durchsaugen von Wasser ging die geschrumpfte Quellmasse, bei der die Schrumpfung nicht zurückging, in Fetzen mit davon, so daß die Zelle anscheinend wieder eine ganz normale Hüllgallerte mit Stäbchenstruktur besaß, der man irgendwelchen Verlust infolge der vorgenommenen Prozedur nicht ansehen konnte. Welcher Art die bei Diastasebehandlung sich zeigende Quellmasse ist, ob sie überhaupt ein Quellprodukt der Gallerte ist und nicht etwa aus der Zelle selbst stammt, wurde nicht festgestellt. Manches spricht für die zweite Möglichkeit. Versuche mit der Gallerthülle abgestorbener Zellfäden würden hierüber auch schwerlich Klarheit bringen, nachdem die Klebs'schen Versuche gezeigt haben, daß die Gallerte der toten Zellfäden von Zygnema ganz andere physikalische Eigenschaften besitzt als in lebendem Zustande, indem sie gegenüber verschiedenen Reagentien die Quellbarkeit verliert. Beachtenswert ist noch die Beobachtung, daß bei Anwendung eines Gemisches von Diastaselösung und Neutralrot die Stäbchenstruktur wellig wurde, d. h. die Gallertprismen sich krümmten; wurde die Färbung nach längerer Einwirkung intensiver, so trat Schrumpfung ein. Bei dieser Prozedur trat im ersten Augenblick eine Quellung auf, die dann aber unter der Wirkung des Farbstoffes sofort wieder zurückging. Fig. 36 stellt einen so behandelten Faden dar.

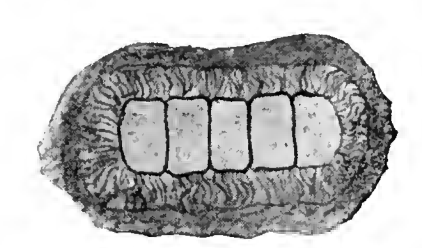


Fig. 36. Hyaloth. dissil., Krümmung der Gallertprismen bei Behandlung mit einer Mischung von Neutralrot und Diastase; schwache Quellung.

Ferner trat auch bei Behandlung mit Osmiumsäure Quellung ein, ebenfalls unter Erhaltung der Stäbchenstruktur; auch hier bewirkte dann die Anwendung von Neutralrot Schrumpfung der Quellmasse.

Der Vorrat des verfügbaren Materials gestattete leider nicht, die geschilderten Versuche nach allen Seiten hin fortzuführen und auszubauen. Immerhin glaubte ich, die angeführten Experimente hier nicht unerwähnt lassen zu sollen, da Vorgänge der geschilderten Art für Desmidiaceen nicht bekannt zu sein scheinen.

Die Annahme, daß die Quellmasse aus dem Innern der Zelle stammt, wird schon dadurch diskussionsfähig, daß bei Organismen verschiedenster Art ähnliche Ausscheidungen von Substanz, welche zweifellos dem Zellinnern entstammt, festgestellt worden sind. So beobachtete

Schütt bei der Peridinee Podolampas bipes[1]), daß durch Reizwirkungen, z. B. Druck des Deckglases, veranlaßt, aus dem Hinterende ein Bündel von Plasmafäden herausschoß, die die Membran mit einer solchen Geschwindigkeit passierten, als ob sie ihnen kein Hindernis böte; offenbar nahm es durch die Poren in der Membran seinen Weg. Ein ähnlicher Prozeß wurde ferner von ihm bei der gepanzerten Peridinee Ceratium tripos[2]) und anderen beobachtet, wo unter der Einwirkung von Fixierungsmitteln der verschiedensten Art aus der Geißelspalte Plasma zu einem Plasmawulst herausquoll.

Zusammenstellung der Ergebnisse.

1. Die Teilung der Desmidiaceen wird durch amidartig gebundenen Stickstoff besonders gefördert.

2. Voraussetzung für die Teilung sind, auch bei organischer Ernährung, normale Luftdruck- und Lichtverhältnisse.

3. Gewisse Formen, so das behandelte Closterium moniliferum, erweisen sich bei künstlicher Kultur als vollkommen an organische Ernährung angepaßt.

4. Die Generationsdauer bei den Desmidiaceen beträgt unter günstigen Umständen etwa 48 Stunden.

5. Plasmolysierte Zellen bilden keine Membran aus; nach Rückgang der Plasmolyse können die Zellen noch einen Membranzylinder in der Ringfurche ausbilden.

6. Nach Plasmolyse verliert ferner das Plasma dauernd oder vorübergehend die Fähigkeit der Teilung; unter günstigen Bedingungen kann sie wieder erworben werden.

7. Unter ungünstigen Bedingungen unterbleibt bei der Teilung von Closterium häufig die Querwandbildung; hierdurch wird die Ausbildung abnormaler Zellformen begünstigt.

8. Bei Kultur in Lösungen starken osmotischen Druckes entstehen, wenn durch Vorbehandlung oder durch Zusatz von Stoffen, welche die Teilung anregen, die Zellen zur Teilung gebracht werden, Hemmungsbildungen, die weiterer Zellteilungen fähig sind. Ähnliche Erfolge ließen sich auch durch Kultur bei niederen Temperaturen erzielen.

9. Bei längerer Kultur in organischen Nährlösungen bildet sich bei Closterium und Cosmarium ein körniger Niederschlag im Zytoplasma.

10. Organische Ernährung vermag bei den Desmidiaceen die Assimilation des Kohlenstoffes anscheinend nicht zu ersetzen.

---

1) Ergebnisse der Planktonexped. d. Humboldtstiftung, Bd. IV: „Die Peridineen der Planktonexped.“, pag. 135 (auch in Schütt, „Zentrifugales Dickenwachstum d. Membran und extramembranöses Plasma“, Pringsh. Jahrbücher, 1899, pag. 618).

2) A. a. O., pag. 101.

11. Unter ungünstigen Bedingungen zeigen die Chlorophyllkörper von Closterium bemerkenswerte Degenerationserscheinungen, wie Schrumpfung und Zerfall. Bei letzterem scheint eine bestimmte Stelle im Abstande $\frac{1}{3}$ der Zellhälfte von der Mitte besonders leicht der Zerklüftung anheimzufallen. Zellen mit geschrumpften Chloroplasten sind noch teilungsfähig.

Nachtrag.

Nach Abschluß der Arbeit kam mir noch ein Artikel aus dem soeben erschienenen Buche: „Recueil de l'institut botanique, publié par L. Errera", Brüssel 1908 in die Hand, betitelt: „Recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse dans le règne végétal" von E. de Wildeman, in welchem Verf. auch einige Beobachtungen über Desmidiaceen mitteilt. Er beobachtete bei Cosmarium[1]) abnormale Zellenformen, die durch Ausbleiben der Querwandbildung entstanden waren, Formen, die den von mir bei Closterium moniliferum beobachteten ganz analog sind. Er erzielte diese Formen in Kulturen bei einer Temperatur von wenigen Graden über Null. Diese Entstehungsursache für abnormale Formen von Closterium wurde auch von mir in einzelnen Fällen festgestellt (vgl. pag. 404).

Den Verlauf einer vollständigen Teilung hat de Wildeman weder bei Cosmarium noch bei Closterium beobachtet; er hat daher auch die optimale Generationsdauer nicht feststellen können. Nur für einzelne Phasen des Teilungsvorganges konnte er die Kardinalpunkte der Temperatur, Maximum, Minimum und Optimum, bestimmen.

Häufig beobachtete Verf. eine Einschnürung der Chlorophyllkörper[2]), während der Kern sich ohne Anzeichen einer beginnenden Teilung in der Mitte der Zelle befand. Er faßt dies als den Beginn einer Teilung auf. Nach den Untersuchungen von Fischer[3]) tritt der Zerfall der Chlorophyllkörper bei der Teilung jedoch erst unter dem Einfluß der beiden Tochterkerne ein. Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, ist die von de Wildeman beobachtete Erscheinung ein Zeichen der Degeneration der Zelle; diese Einschnürung ist der Beginn des Zerfalls der Chlorophyllkörper. Auf eine Degeneration deutet auch das von ihm beobachtete Auftreten von Mikrosomen hin, welches wahrscheinlich mit der von mir als „körnige Degeneration des Zytoplasmas" bezeichneten Erscheinung identisch ist. Von dem Zerfall der Chlorophyllkörper bei der Teilung ist diese Art des Zerfalls als Degenerationserscheinung zu unterscheiden.

---

1) A. a. O., pag. 381.
2) A. a. O., pag. 392.
3) A. Fischer, Über Zellteilung der Closterien (Bot. Ztg., 1883, pag. 224).

Zur Lebensdauer der Holzpflanzen.

Von Dr. med. et phil. **Friederich Kanngießer.**

Über die Lebensdauer der Sträucher ist in dieser Zeitschrift Jahrgang 1907 abgehandelt worden. Diesmal sollen weitere Beiträge zur Lebensdauer der Holzpflanzen gegeben werden. Es wird daher von Maximalperipherien der Bäume die Rede sein, dann aber auch einiges über Alter und Umfangswerte von Sträuchern nachgetragen werden. Während es bei letzteren eher möglich, die zuständige Lebensdauer zu ermitteln, begegnet man bei den Bäumen in dieser Hinsicht selbstredend großen Schwierigkeiten. Hierauf jedoch näher einzugehen darf ich mir wohl ersparen, da ich in dem forstbotanischen Merkbuch der Umgegend von Marburg[1]) ausführlich über die Altersbestimmung von Holzpflanzen und Baumveteranen insbesondere abgehandelt habe.

Da nun die Angaben über Baumalter in der Literatur meist mehr auf Schätzungen als auf Berechnungen beruhen, so können die zuständigen Werte nur mit Reservat aufgefaßt werden. Hingegen erachtete ich es für wichtig, die Grundlagen zu derartigen Berechnungen aufzustellen und diese bestehen eben vornehmlich, wenn auch nicht ausschließlich, in den genauen Umfangsangaben der stärksten Bäume der einzelnen Spezies, die auf die mitteleuropäischen Arten beschränkt wurden. Zur Ermittlung der Umfangswerte zog ich nicht nur die Literatur heran, sondern auch die Ergebnisse von Rundfragen, deren Gewährsmänner namentlich den betreffenden Mitteilungen in Parenthese beigefügt wurden. Des Vergleiches halber habe ich die Umfänge stets in der offiziellen Brusthöhe von 1,30 m zu ermitteln gesucht. Es wäre wünschenswert, wenn diese Höhe als Ausgangspunkt der Messungen noch mehr verbreitet würde und so der Willkür weniger Spielraum gegeben wäre. Umfangsangaben, deren Höhenmaß nicht ausdrücklich angegeben, sind zu oft am Boden resp. am Wurzelanlauf genommen und geben daher falsche Vorstellungen von der Stärke eines Baumes. Schließlich sei noch bemerkt, daß den Messungen, soweit dies möglich war, die Zeitangabe derselben beigefügt wurde, um frühere resp. spätere Messungen damit vergleichen zu können. Zum Aufbau des Materials diene das natürliche System.

---

1) Kanngießer, Bemerkenswerte Bäume und Sträucher. Gießen 1909, Verlag von W. Nitschkowski.

A. Coniferen.

Abies pectinata. Die stärkste Edeltanne steht bei Cergues im Schweizer Jura auf kalkhaltigem Lehm in 1150 m Meereshöhe. Ihr Umfang beträgt in 1,20 m Höhe 6,90 m, Schaftlänge (SL.): 2 m, Baumhöhe (H.) 31,50 m, Kronenbreite (KrBr.) 17 m (Schweizer Baumalbum Nr. I). Der Umfang dieser: „Gogant" genannten Tanne betrug Dezember 1908 in 1 m Höhe 7,50 m, in 1,20 m H. 7,40 m und in 1,30 m H. 7,20 m. In der Nähe des „Gogant" befindet sich ebenfalls eine starke Edeltanne, der „Gogant candélabre", der in 1 m H. 6,20 m U. hat (E. Hechler).

Juniperus communis. Über den stärksten Wacholder im Kirchspiel Ermas in Livland hatte Herr L. Freymann die Güte, mir das folgende mitzuteilen: Der Baum stand auf Kokenbergischem Gebiet bei dem Gesinde Leijas Salaneet bei einer alten Opferstätte auf freiem Felde. Er hatte an der Erde einen Umfang von 2 $^{3}/_{4}$ m und wurde auf 2000 Jahre geschätzt. Der Baum begann einzutrocknen und wurde vor etwa 20 Jahren vom Sturme gebrochen. Ein Stück desselben ist ins Rigaische Museum geschickt worden.

Larix europaea. Ob dem Weiler Bodmen bei Blitzingen steht auf humosem Lehmboden mit kiesigem Untergrund in 1350 m Meereshöhe eine Lärche mit 7 $^{1}/_{2}$ m U. in 1,30 m H. Ihr Alter wird auf ca. 500 Jahre geschätzt. H. 29 m (Schweizer Baumalbum Nr. II). Nicht weit von diesem Baum stehen in einem Graben noch zwei große 30 m hohe Lärchen, die am Stamm ca. 6 $^{1}/_{2}$ m U. haben (E. Schwick).

Picea excelsa. Im Staatswald bei Eichstätt in Bayern steht die sog. Affenthalfichte. Ihr Umfang am Stock beträgt 6,30 m, in Brusthöhe (Brh.) 5,30 m, H. 38 m. Alter ca. 350—400 Jahre (Stützer II, pag. 39). Herr Forstmeister Meyer hatte die Liebenswürdigkeit, mir das Folgende mitzuteilen: Das erwähnte Alter entspricht auch Jahrringschätzungen, die ich vor 2 Jahren persönlich an sehr starken Fichtenabschnitten im angrenzenden Hospitalwalde gemacht habe. Diese Fichtenabschnitte zählte der eine 220, der andere 180 Jahrringe, sie waren aber bedeutend geringer als der Stock der Affenthalfichte. Die Höhe dieser Fichte beträgt 38—40 m. Die äußerste Spitze wurde letztmals im Juli 1898 abgebrochen. Die Verzweigung beginnt ca. 10 m vom Boden. Der Umfang des Baumes betrug Dezember 1908 gemessen 5,35 m in 1,30 m H. Der Stamm selbst ist leider bereits der Fäulnis und Zerstörung anheimgefallen.

Die Fichte von Stiegelschwand im Kt. Bern steht 1480 m über dem Meere. Sie wurzelt auf fruchtbarem Boden mit Niesenflysch als

Untergrund. 4,70 m U. in 1,20 m H., KrBr. 16 m, H. 25 m, Alter 300—400 Jahre (Schweizer Baumalbum VI). Der Baum ist angeblich der Überrest eines Urwaldes, der in früherer Zeit das kleine, wilde Gebirgstälchen einnahm. H. 28 m, U. in Brh. 4,90 m. Messung vom Nov. 1908 (Pieren).

Pinus silvestris. Die stärkste Kiefer stand im Rittergut Döhringen nahe der Glonder Grenze. Sie hatte 1881 in 90 cm H. 5,34 m U. (Jentzsch, pag. 83). Die Kiefer trocknete später ab und existiert seit vielen Jahren nicht mehr (Weißhermel).

Über ungefähr gleichstarke Kiefern wird aus Schottland berichtet. Die eine stand im Gutsbezirk Lawers. Sie hatte in $^1/_3$ m H., 5,37 m U. in $1^1/_2$ m 4,19 m U. Sie wurde 1850 vom Sturm geworfen. Eine andere Kiefer steht bei Castle Huntly. Ihr Umfang beträgt in $^1/_3$ m 4,90 m und in $1^1/_2$ m 4,60 m. Ihr Alter wird auf 250 Jahre geschätzt. Eine dritte Scots Pine steht im Moorward Wald und ist bekannt unter dem Namen: „The King of the Forest". In 90 cm H. beträgt der U. 4,88 m und in $1^1/_2$ m 4,68 m, H. 24 m. Alter ca. 300 Jahre (Hunter, pag. 106).

Die stärkste Kiefer Deutschlands steht in der Oberförsterei Finckenstein auf einer Feldfläche des Schutzbezirks Baadeln. Es ist eine Beutkiefer von 4,56 m U. in 1 m H. Ihre Scheitelhöhe beträgt 24 m (Conwentz, pag. 68). Herr Oberförster Fehlmann hatte die Güte mir das Folgende mitzuteilen: „Der von Bienen bewohnt gewesene Stamm ist vor Jahren abgestorben und hat die massige Rinde allmählich ganz abgestoßen. Die Messung in Brh. (1,30 m) ergibt demnach nur noch 4,33 m U. Das Alter ist auf ca. 250 Jahre einzuschätzen. Der Baum ist, obwohl vom Boden bis fast Mannesgröße kernlos (ausgebrannt), noch sehr wetterfest und wird voraussichtlich noch ein weiteres Jahrhundert überdauern. Weil nach der Überlieferung die jetzige Form der Beute (Bienenwohnung) aus dem Anfang des vorigen Jahrhunderts herrührt und nach dieser Zeit der genannte Stamm einen merklichen Zuwachs nicht erkennen läßt, so ist die Annahme, daß bei Einrichtung der Beute der Stamm 150 Jahre alt gewesen, durchaus berechtigt.

Taxus baccata. Eines der größten Pflanzenmonumente Europas war ehedem die Eibe zu Fortingall in Schottland, deren Umfang auf 52 (Barrington) und 56 Fuß (Pennant) angegeben wurde. Die beiden erwähnten Autoren sahen die Eibe im Jahre 1769 und beschrieben sie schon damals als zerklüfteten, hohlen Baum. Ausführlich wurden die Maßverhältnisse der Stammstücke von R. Christinson in Exact Measurements of trees beschrieben und hervorgehoben, daß der Umfang von

50 Fuß (resp. über 15 m) sehr wohl ehedem zugetroffen haben mag. Jetzt besteht der Baum nur noch aus zwei getrennten Partien, die auf einen Halbkreis angeordnet stehen, während der andere Teil des Baumes verschwunden. Sein Alter wird allgemein auf ca. 3000 Jahre geschätzt. Die Jahrringe des erhaltenen Holzmantels sollen sehr winzig sein und 35 Ringe auf $2^1/_2$ cm kommen. Der Baum grünt noch jetzt und trägt in seinen beiden Teilen eine Krone von 8 resp. $5^1/_3$ m H. (Hunter, pag. 432—435). Neuerdings wurde betont, daß das Alter starker Eiben überschätzt werde. Dieselben hätten ihren Umfang der An- und Verwachsung von Seitensprossen zu verdanken. Mag dies auch zutreffen, so muß man immerhin den oft auffallend geringen Dickenzuwachs des Eibenholzes nicht ganz vernachlässigen.

Die Eibe auf dem Kirchhof zu Brabourne in Kent hatte einen Durchmesser von ca. 6 m, die zu Hedsor in Buckinghamshire von $8^1/_4$ m. (Fußnote zu de Candolle, Manuskr. pag. 19.)

B. Choripetalen.

Amentaceen.

Alnus glutinosa. In der Weide am Steverbusch, Gut Groß-Schonebeck, Gemeinde Senden, Westfalen, steht eine Schwarzerle von 3,95 m Brh. U., 9 m H. und 3 m SL. (Schlieckmann, p. 78). In 1,30 m H. hatte der Baum November 1908 einen Umfang von 3,80 m. Der Baum ist hohl und wird über 300 Jahre geschätzt (B. Ditrost).

Alnus incana. Von der Weißerle stehen im Distrikt 7 oberhalb des Forsthauses Wiltsch bei Gabersdorf zwei Exemplare von 16 m H. und 1,17 m U. in $1^1/_4$ m H. (Schube, pag. 17).

Betula verrucosa. Die stärkste Birke stand in der Kolonie Jamnitz an der Turczynski-Mühle, sie hatte in 1,25 m H. einen Umfang von 3,25 m und fast 30 m H. (Schube, pag. 141). Herr Lehrer Urban hatte die Güte mir unterm Dezember 1908 mitzuteilen: Die schöne Birke bei der Turczynski-Mühle ist leider schon umgehauen, noch ehe ich es verhindern konnte. Sie ist zu Holzpantoffeln verarbeitet worden!

Carpinus Betulus. In einer Buchenverjüngung in der Nähe der Eisenbahnlinie Altenbeken-Warburg steht bei Hesselmanns Bude eine Hainbuche von 4,80 m U. in Brh., SL. 2,5 m, H. 20 m, KrBr. 20 m. Der spannrückige Stamm ist hohl (Schlieckmann, pag. 50). Die Hainbuche steht im Forstort Rixerbruch und hatte Dezember 1908 in 1,30 m H. 4,80 m U. In 3 m H. ist der Stamm infolge von Auflösung in 15 Äste, die eine Höhe von ca. 18 m haben, stark verbreitet (Eppert).

— Zwei starke Hainbuchen stehen auf dem Gutshof Lohe bei Celle. die stärkste hat einen Umfang von 4,50 m in 1 m H. und eine H. von 25 m (Brandes, pag. 154). — Die „Studentenbuche“ der Oberförsterei Altenbeken, am Abhange des Schierenbergs, hat 4,5 m U. in Brh. und 2,5 m SL. (Schlieckmann, pag. 50). — Die „Ludwigsbuche“ (benannt nach dem früheren Ortspfarrer Ludwig Winkler) bei Ruptau ist mit 3 m U. in 1,25 m H. wohl die stärkste Hainbuche Schlesiens; der Stamm ist zwar nur wenig über 3 m hoch, trägt aber eine hohe und sehr reiche Krone, in welcher durch Heraussägung einiger Äste Raum für einen Tisch und vier Sitzplätze geschaffen worden ist (Schube, pag. 146). Sie steht im Pfarrwiesental auf einem $2^1/_2$ m hohen Hügel. Die SL. beträgt nur 1,35 m. Der Umfang daselbst gemessen beträgt 3,30 m. Der Umfang der Krone beträgt 50 m. Das Alter der Buche wird auf nur 80—90 Jahre geschätzt (Scheja).

Corylus Avellana. Im Park des Ritterguts Schwöbber, Hannover, steht ein Riesenhaselnußbaum von etwa 10 m H,, 2,20 m U. in 1 m H. und ca. 150jährigem Alter. Er trägt noch jetzt viele, allerdings taube Nüsse (Brandes, pag. 51).

Fagus silvatica. Die stärkste Rotbuche steht bei Montigny (Seine-Inférieure) am Waldrand von Roumare bei dem Weiler Maromme. Ihr Umfang betrug 1890 in 1 m H. 8,20 m, H. $18^1/_3$ m. Es handelt sich um einen einzigen Stamm, dessen Alter auf 600—900 Jahre berechnet wurde (Gadeau de Kerville, Fasc. I, pag. 239). — Eine Buche von 11 m U. soll bei Sawyer's Lodge stehen (Fußnote zu de Candolle Manuskr. pag. 12).

Populus alba. Die stärkste Weißpappel stand bei Leipheim in Schwaben. Sie wurde 1891 gefällt. Ihr Umfang betrug in ca. 30 cm H. 12 und in 1 m H. noch 11 m, SL. 6 m, Alter ca. 600 Jahre (Stützer, III, pag. 65).

Populus nigra. Im botanischen Garten zu Breslau, unweit des Kaiser Friedrichplatzes, befindet sich eine Schwarzpappel von gegen 8 m U. in $1^1/_4$ m H. (Schube, pag. 9). Herr Garteninspektor Hölscher teilte mir diesbezüglich aus den Akten das Folgende mit: Die Pappel am Südrande des Teichs besitzt jedenfalls mit 8 m U. in Brh. den stärksten Umfang von sämtlichen Bäumen Breslaus, der freilich nur durch seine Massigkeit auffällt: im unteren Teil durch zahlreiche Auswüchse verunstaltet, geht der Baum nach oben in eine unregelmäßige und ziemlich dürftige Krone aus. So kommt es, daß dieser Baum trotz seiner bevorzugten Lage von keiner Seite her einen so mächtigen Eindruck ausübt, wie man eigentlich von dem größten Baum unserer Stadt er-

warten möchte. Sein Alter ist nicht mit absoluter Gewißheit festzustellen, aber da er schon lange vor Einrichtung des Gartens auf das Wasser der Oder hinausgeblickt haben muß, die damals hier, wie man aus einem alten Stadtplan ersehen kann, einen Arm vorübersandte, so dürfte es doch kaum erheblich über 300 Jahre hinausgehen.

Populus nigra var. pyramidalis. Die stärkste italienische Pappel, die ich sah, ist die 1816 gepflanzte Friedenspappel am Johannistor in Jena. Ihr Januar 1906 gemessener U. betrug in 1 m H. $5^1/_2$ und in $1^1/_2$ m H. 5,65 m.

Populus tremula. Nach gefälliger Mitteilung des Herrn Lehrer Jensen steht die stärkste Zitterpappel im Garten des Herrn Amtsvorstehers Bruhn in Aastrup bei Hadersleben. H. 21 m, U. 3,73 m in 1,30 m H. Dezember 1908. Das Alter dieser Pappel wird auf 140 bis 150 Jahre geschätzt.

Quercus pedunculata. In der Literatur wird die Spezies von Quercus, ob pedunculata oder sessiliflora vorliegt, selten vermerkt. Soviel scheint jedoch festzustehen, daß die Eichen über 10 m Umfang wohl ausnahmslos der Art der Stieleiche angehören.

Die größte Eiche, die wohl je existiert hat, stand bei dem kleinen Weiler Dagobertshausen. Sie hatte in einer Höhe von 1 m über dem Boden 14,86 m U. und in 1,8 m über dem Boden maß die Peripherie noch 13,92 m. Ungefähr um das Jahr 1890 brach der letzte Rest dieses imposanten Baumes zusammen. (Kanngießer, Bemerkenswerte Bäume und Sträucher der Umgegend von Marburg. Darin eine Abbildung des Baumes.)

Die stärkste Eiche, die noch heute grünt, ist die Cowthorpe-Eiche bei Wetherby. Es liegen über sie Messungen aus verschiedenen Zeiten vor, von denen nur jene wiedergegeben seien, die sich annähernd mit dem Brusthöhenwert befassen. 1768 maß sie in $1^1/_4$ m H. 14,20 m; 1842 in gleicher H. $11^3/_4$ m, 1893 in 90 cm H. 13,60 und in 1,60 m H. $11^1/_4$ m, 1908 ergab eine auf meine Veranlassung im Juni von Herrn A. Cope vorgenommene Messung einen Umfang von 12,45 m, also eine merkliche Zunahme gegenüber der Messung von 1842. Von Clayton ist nun in seiner Abhandlung über die „Cowthorpe oak" (aus den Transactions of the Botanical Society of Edinburgh 1903) die Behauptung aufgestellt worden, die Eiche habe im Laufe der Jahre an Umfang abgenommen. Diese Behauptung stützt sich vornehmlich auf den Vergleich der Messungen aus dem Jahre 1768 und 1842. Clayton nimmt ein dem Gipfelwerk entsprechendes Absterben des Wurzelsystems an, wodurch infolge der Stammschwere ein Einsinken der Eiche bedingt

werde, andererseits erwähnt er aber selbst, daß eine Erdauffüllung um das Jahr 1842 vorgenommen worden sei, ohne dieser aber besonderen Wert für die Niveauverschiebung beizulegen. Wenn Leute aus jüngerer Zeit in den letztverflossenen Dezennien ein Schrumpfen des Baumes beobachtet haben wollen, so ist diese Angabe ziemlich unbestimmt; sie trifft auf die Gestalt des Baumes, der abgängig ist, wohl zu; aber der Umfang hat unstreitig seit 1842 zum mindesten nicht abgenommen, höchstwahrscheinlich zugenommen — die Messung meines Gewährsmannes war sehr genau — und zwar machte die Zunahme $^3/_4$ m aus, was bei Baumveteranen eine respektabele Leistung ist. Daß gerade 1842 eine Verringerung des Umfanges konstatiert wurde, mag auf die niveauverschiebende Erdauffüllung zurückzuführen sein. Immerhin ist eine Nachprüfung der Hypothese der Senkung alter Bäume der näheren Untersuchung wert, um so mehr als dann historische Vergleichsabschätzungen des Alters, die aus den gleichhohen Umfangmassen verschiedener Zeiten zu berechnen sind, wertlos sein dürften. Derartige historische Daten sind mir mehrere bekannt, selbstredend auch von konischen Stämmen, da diese bei Baumveteranen überwiegen; es wurde hierbei aber stets Zunahme, niemals Abnahme des Umfanges beobachtet. Im übrigen wird der Baum mit zunehmendem Alter zunächst im Innern morsch und hohl, und dadurch erleichtert. Die Schwere des Baumes muß schon 1829 stark beeinträchtigt gewesen sein, denn nach Strutt war das Stamminnere schon damals in der Länge des ganzen Schaftes ausgehöhlt, und zwar derart, daß der Stamm Raum für 40 Personen bot. Wenn Clayton zur Unterstützung seiner Hypothese 1893 eine Senkung des Hauptastes zur Erde um $^3/_4$ m gegen 1843 angibt, so muß er immerhin doch zugeben, daß ihm die genauen Ausgangspunkte der 1843er Messung und ebenso die Höhe der Bodenaufschüttung unbekannt gewesen sind. Diese $^3/_4$ m sind also durchaus nicht absolut beweisend, da die Voraussetzungen nicht bestimmt sind. Wenn Clayton schließlich ein „in die Erde sinken" alter Bäume damit rechtfertigen will, daß die Höhe des Fahrwegbogens der Greendale-Eiche innerhalb 167 Jahren nach historischen Daten berechnet um knapp 30 cm gesunken sei, so ist diese Differenz zu minimal, um ins Gewicht zu fallen, und handelt es sich wie zuvor auch hier doch um die Messungen von zwei verschiedenen Personen, und ist die Art der Messung, ob straff oder locker, von wo bis wo usf. doch auch eine grundlegende Frage, zumal wenn man Beweise für eine so interessante Hypothese erbringen will, als welche die Claytons zu betrachten ist. Und dann ist doch — last not least — die Eiche durch die Anlage des Durchgangs verletzt wor-

den. Auf solche Insulte antworten aber bekanntlich die Bäume mit Überwallung, ganz besonders aber an den oberen Stellen, da hier infolge der Eiweißstauung die Nährsäoffe sich mehr als an den Seiten anhäufen können und so hier zu stärkerer Ablagerung von Überwallungsmassen führen. Da mußte im Laufe der Jahrzehnte die Höhe des Ganges selbstredend rascher abnehmen als die Breite.

Die erwähnte Greendale-Eiche steht im Welbeck Park. Um die Mitte des 17. Jahrhunderts maß sie am Boden 10,10 m; 1776 resp. 1790 wird ihr Umfang als 10,70 m resp. 11 m am Boden angegeben. 1724 wurde durch sie hindurch ein Fahrweg angelegt. In $1^1/_2$ m H. maß ihr U. 1903 9 m. Die Eiche ist jetzt ihrer Kronenäste beraubt und an ihrem Stamm mehrfach gestützt nur noch ein morsches Wrack. (C. Cox, The Royal Forests of England, London 1905, pag. 220 and 222, and Clayton op cit.) Im Jahre 1797 schrieb Thoroton über die Greendale Eiche das folgende: Ihr Alter wird auf ca. 1500 Jahre geschätzt. Der durch sie geführte Bogengang ist 3 m hoch und beinahe 2 m breit. Der stärkste Umfang beträgt $10^2/_3$ m. Nur noch ein Ast vegetiert. Von einem anderen Autor wird der Umfang noch vor Anlage des Bogengangs in 3 m H. auf 15,90 m angegeben. Nach C. Brown: Notes about Notts. 1874, betrug der Bodenumfang 10 m. Herr J. T. Houghton, dem ich diese Mitteilungen verdanke, hatte außerdem die Güte mir über den jetzigen Status des Baumes Januar 1909 das folgende zu berichten. Nur noch ein Zweig des einzig übrig gebliebenen Astes vegetiert. Der Umfang in $1^1/_4$ m H. beträgt genau 9,30 m, die Bogenhöhe 2,90, die Bogenweite $1^2/_3$ m. Die im Vergleich zu früheren Zeiten geringeren Maßverhältnisse des Gangs führt Herr Houghton auf Überwallung der durch die Ganganlage gesetzten Verletzungen zurück. Auch Herr Houghton, der den Baum persönlich in Augenschein nahm, glaubt nicht an die Senkung desselben.

Über die Damory Oak bei Damory Court in der Nähe von Blandford in der Grafschaft Dorset liegt mir Mitteilung wie Zeichnung vor, die ich dem Herrn Kurator und Hon. Sekr. des Dorset County Museums Herrn J. E Acland M. A. verdanke. Er hat dieselben aus Hutchins History of Dorset 1861, Bd. I, pag. 223 entnommen resp. abgezeichnet: „Die Eiche stand nördlich vom Haus und hatte 1747 eine H. von 23 m und eine KrBr. von 22 m. Viele ihrer Äste hatte die Eiche im Sturm von 1703 eingebüßt. Der Stamm war 3,60 m im Dm. 5,20 m über dem Boden gemessen. (Es entspräche dies einem U. von ca. 11 m.) Der Umfang am Boden selbst betrug $20^3/_4$ m. Die Höhlung am Boden war $4^1/_2$ m breit und 5,20 m hoch und konnten 20 Männer in ihr Platz

nehmen. Zur Zeit des Bürgerkriegs und bis nach der Restauration (1660) hatte ein alter Mann in ihr einen Bierausschank. Später wurde der Baum für £ 14 verkauft und 1755 (nach de Candolle, M. pag. 12, 1775) ausgerottet. Das Holz konnte allerdings nur noch als Brennholz verwertet werden." In einer Fußnote zu vorstehender Notiz sind andere berühmte Eichen erwähnt, so die Boddington-Eiche mit $16^1/_2$ m U., die Norbury-Eiche, von Dr. Plot beschrieben, mit $13^3/_4$ m U. Die stärksten Eichen, die 1836 noch existierten (und auch in einer Fußnote zu de Candolle, M. pag. 12, erwähnt werden) sind: Zwei Eichen bei Cranborne Lodge Windsor, eine 11 m, die andere $11^1/_2$ m an U. haltend; eine in Hampton Court Park von 10 m und eine andere in Cowdray bei Midhurst von $10^1/_2$ m U.

Die Fairlop-Eiche stand auf den jetzigen Fairlop Plains, einem Ackerland im Epping Forest, und zwar in der Abteilung Hainault Forest. Der Umfang betrug am Boden $14^2/_3$ m und in 92 cm H. 11 m. Sie hatte 11 große Äste. Manche hatten $3-3^1/_2$ m U. Der Kronenumfang betrug 100 m. Seit 1720 wurde am 2. Juli jeden Jahres unter ihm ein Fest gefeiert. Der 1805 durch Brand beschädigte Baum wurde 1820 im Sturm geworfen. Er soll ein ca. 1000 jahriges Alter erreicht haben. (J. Howarth-Chelmsford).

Die Owen Glendower-Eiche, auch „Shelton Oak" genannt, steht $1^1/_2$ Meilen von Shrewsbury entfernt. Es geht die Sage, daß Owen Glendower im Jahre 1403 die Eiche zu Rekognoszierungszwecken bestiegen habe. Ihr Umfang betrug 1810 in $1^1/_2$ m H. 7,65 m. Die Schaftlänge des hohlen Baumes belief sich auf $12^1/_2$ m. (The Gentlemans Magazine, Okt. 1810. In Besitz des British Museum-London. Die Kopie verdanke ich Herrn J. Tilley.)

Ebenfalls bei Shrensbury steht die berühmte Major Eiche, über die Herr J. T. Houghton die Güte hatte mir das folgende mitzuteilen. In einem 1908 publizierten Werk über Nottinghamshire wird der Umfang der Eiche in 1,20 m Höhe auf 9 m, die Baumhöhe auf 23 m und die Kronenbreite auf 30 m angegeben. Herr Houghton prüfte die genannte Umfangsangabe Februar 1909 genau nach und fand in 1,20 m H. einen U. von 9,35 m. In der Höhlung des Baumes können ungefähr 12 Personen Platz finden.

Die Eiche bei Montravail, besser bekannt unter dem Namen der Eiche von Saintes, ist eine Quercus pedunculata. Sie maß Okt. 1907 13,90 m U. am Boden. In Mannshöhe, an der engsten Stelle, in der Mitte zwischen Boden und Beginn der Krone, maß sie damals 9,36 m. Ihr Alter wird auf 1000 Jahre eingeschätzt. Der hohle Baum macht

einen sehr zerfallenen Eindruck (Dangibeaud et Guillaud, Le chêne de Montravail; Revue de Saintonge et d'Aunis 1907, pag. 112).

Der „Chêne des Partisans" wird in Willkomms forstlicher Flora mit 13 m Stockumfang als die stärkste Eiche bezeichnet. Herr H. Braneau aus Lamarche (Dép. des Vosges) hatte die Güte, mir die folgenden Mitteilungen zukommen zu lassen: „Die sog. Genosseneiche hat ihren Namen von dem Bündnis her, das die Bewohner der geplünderten lothringischen Dörfer im Jahre 1634 unter diesem Baum gegen die Franzosen geschlossen haben. Die Eiche, die in der französischen Generalstabskarte figuriert, steht 350 m ü. M. in dem Gemeindewald von St. Quen-les-Parey. Man führt den Ursprung der Eiche in das 11. Jahrhundert zurück. H. 30 m, KrBr. 20 m, U. am Boden 13 m, U. in 1,30 m H. $7^1/_2$ m (Juli 1908)." Am Fuß ist die Eiche teilweise ausgemauert, nachdem sie August 1895 durch die Unvorsichtigkeit eines Bienenjägers, der einen Bienenschwarm aus der Höhlung mit Feuer vertreiben wollte, in Brand geraten war, der glücklicherweise noch rechtzeitig gelöscht wurde, ohne dem Baum großen Abbruch getan zu haben.

Des weiteren sind in Frankreich zwei Kapelleneichen berühmt. Die eine steht zu Villedieu und ist bekannt unter dem Namen St. Josephs Kapelleneiche. In dem hohlen Stamm ist ein Altar untergebracht, der zugehörige Kapellenraum ist der Eiche angebaut. Der Umfang betrug im Jahre 1906 19,08 m an der Basis und 12,29 m in 1 m H. Sie steht in der Nähe eines Teiches und dürfte infolgedessen sehr raschwüchsig gewesen sein (Allgem. Forst- und Jagdzeitung, Juni 1906).

Die Kapelleneiche vor der Kirche von Allouville (Normandie) hatte 1890 in 1 m H. 9,79 m U. und eine Höhe von $17^2/_3$ m. Sie enthält im Stamminnern übereinander zwei Kapellen. Das Alter dieser Stieleiche wurde auf 800—900 Jahre berechnet (Gadeau de Kerville I, pag. 245).

Einen außergewöhnlichen Umfang mußte, vorausgesetzt, daß es sich nicht um Stock-, sondern um Brusthöhenumfang handelte, die Eiche bei Wehlau gehabt haben, von der der Chronist Henneberger (1595) erwähnt, daß sie schon zu seinen Zeiten ein hohler Baum war und einen Umfang von 27 Ellen (18 m) hatte. In seinem Stamm hätten, wie aus späterer Zeit berichtet wird, zwei Reiter ihre Pferde wenden können. Von dieser Eiche sind, wie mir Herr A. Baenge, dem ich die Mitteilungen verdanke, schreibt, keine Spuren mehr zu sehn. Sie stand im Oppener Walde ca. 3 km nördlich von Wehlau.

Eine Stieleiche, genannt „Rieseneiche", findet sich in der Gemeinde Berlinghausen am Weg nach Peckelsheim. Ihr Brh.-U. betrage 10,5 m

(nach anderen Angaben 12 m), H. 22 m, KrBr. 25 m. Der hohle Stamm ist ausgemauert (Schlieckmann, pag. 48).

Die stärkste deutsche Eiche ist wohl die „Ravenseiche“ in Erle bei Recklinghausen. Sie ist eine Stieleiche und steht auf frischem sandigen Diluvialboden. Unmittelbar über der Erde beträgt ihr Umfang 14 m und in 2 m H. 12 m, H. 15 m, SL. 10 m. Der Baum ist hohl und vom Sturm hart mitgenommen. Die Höhlung kann 36 Menschen fassen (Schlieckmann, pag. 76). Es handelt sich um eine sog. Vemeiche, deren Alter auf 1000 bis 1200 Jahre geschätzt wird. Der Umfang beträgt in Mannshöhe $12^1/_2$ m, H. 15 m. Der obere Teil des Schaftes und die ursprüngliche Krone sind abgewittert. Die jetzige Krone hat einen U. von 55 m. Der Durchmesser des Hohlraumes beträgt $2^3/_4$ m. Die Südseite des Stammes ist abgestorben. Der Baum steht schräg und ist auf der Südseite durch drei mächtige Pfähle gestützt. An der Nordseite ist eine Öffnung von 2 m Höhe und 80 cm Breite. (Die Angaben sind der: „Geschichte des Dorfes Erle und seiner Eiche von Dr. Weskamp“ entnommen und hatte Herr Pfarrer Karthaus-Erle die Liebenswürdigkeit, mir dieselben mitzuteilen.)

In „Hannovers merkwürdige Bäume“ von Revierförster Meyer (1861—1862) findet sich folgende Angabe: „Im Forstrevier Dedensen, Forstort Esloh, am Almhorster Damm stand vielleicht die riesenhafteste Eiche ihrer Zeit, sie maß 49 Fuß ($14^2/_3$ m) im Umfang. 1804 konnte der damalige Förster zu Dedensen den Baum in sieben Malen mit gestreckten Armen nicht umklaftern. 1805 wurde sie zu Deputatbrennholz gefällt. Das Stukenloch ist später mit vier noch jetzt vorhandenen Bäumen bepflanzt worden (Brandes, pag. 18). Herr Oberförster Jung hatte die Güte mir das Folgende mitzuteilen: „Aus den Akten habe ich über die riesenhafte Eiche im Esloh trotz sorgfältigen Suchens nichts ermitteln können. Ein alter, jetzt 70jähriger Holzfäller weis aber von seinem Vater, daß an der bezeichneten Stelle ein riesiger Eichbaum geschlagen ist; er hat mir auch die Stelle gezeigt, wo er gestanden. Die vier Ersatzzeichen — es sollen ursprünglich fünf gewesen sein — sind noch vorhanden, das Stukenloch ist aber nicht mehr erkenntlich.“

In Poppenbüttel bei Hamburg stand früher eine Rieseneiche, die im Jahre 1819 gefällt worden ist. Eine Lithographie dieses Baumes hängt in der Gaststube von Wagener's Gasthof, der dem ehemaligen Standort bei der Apotheke gegenüberliegt. Der Baum hatte $43^1/_2$ Fuß, also ca. 12 m Stammumfang. Der Stamm war hohl und in seiner Höhlung fand ein Teil der Dorfschafherde ihren Unterschlupf (Heering, pag. 90).

Die Lithographie findet sich noch in mehreren Häusern Poppenbüttels. Der genannte Umfang war in Brh. genommen (Peters).

Berühmt unter den noch grünenden Eichen ist die zu Cadinen. Es ist eine Q. pedunculata. Ihr U. beträgt in 1 m H. 8,75 m, H. 25 m. Das Innere des Stammes ist hohl und kann durch eine angebrachte Tür betreten werden (Conwentz, pag. 30). In 1,3 m Höhe hatte die Eiche Dezember 1908 einen U. von 9,05 m, die Höhe beträgt 27 m. Der untere innere Teil der Eiche ist ausgebrannt. Diese Höhlung hat einen Dm. von 2 m und eine H. von 2,5 m. Die unteren Äste reichen seitwärts bis 12 m. 1888 hatte die Eiche in Brh. einen U. von 8,64 m und eine H. von 25 m. Ihr Alter wird zwischen 600 und mehr als 1000 Jahre eingeschätzt. Für die höheren Altersangaben spricht die ganz außergewöhnlich starke Rinde (Georg Lücke).

Von der 1859[1]) zerstörten „großen Eiche" zu Pleichwitz in Schlesien, die über 10, am Boden gegen 14 m U. gehabt haben soll, liegen noch einige Trümmer östlich vom Gutshofe (Schube, pag. 13). Die Eiche bei Pleichwitz, die im Jahre 1857[1]) durch Sturm umgeworfen wurde, hatte in 63 cm H. 13 m U. und ein Alter von 700 bis 800 Jahren (Goeppert: die Riesen des Pflanzenreichs). Die Eiche bei Gr.-Tschausch am Pleischwitzer Wege stehend, soll ein Alter von 2000 Jahren erreicht haben. Es wird erzählt, daß die Mongolen 1242 unter ihr gelagert hätten. Zuletzt besaß die Eiche einen U. von 14 m. In dem hohlen Stamm soll einmal ein Schuhmacher seine Werkstatt aufgeschlagen haben. Die Eiche fiel im Jahre 1854[1]) durch einen großen Sturm. Jetzt befinden sich nur noch einige Stammreste an der Stelle. Der frühere U. wird bezeichnet durch einige Bäume, die im Kreise um die Reste gepflanzt sind (G. Scholz).

Quercus sessiliflora. Der Umfang der stärksten Traubeneiche beträgt in Brh. 8,50 m, dicht über der Erde 10,50 m. Sie steht im

1) Sowohl hier als auch in anderen Fällen ist beachtenswert, wie verschieden die Jahreszahlen der Katastrophe angegeben werden. — Auch sind die Altersschätzungen, die meist nie auf Zuwachsberechnungen des Baumes selbst beruhen, recht verschieden, je nachdem sie von Fachleuten oder Laien gemacht worden sind. Die letzteren sind oft geneigt zu hohe Werte anzulegen. Auf Grund meiner sehr eingehenden Erfahrungen ist es allerdings wohl möglich, daß Eichen über 1000 Jahre existieren resp. existiert haben. Ob aber 1000 Jahrringe bei Quercus je gezählt worden sind, das halte ich allerdings für fraglich, da bei so hohem Alter doch schon Kernfäule eingetreten. Eine Notiz aus Hannover, in der von einer Eichensektion die Rede war, an der 1000 Jahrringe gezählt worden seien, hat sich als irrig erwiesen. Die höchste Zahl, die ich bisher an einem soliden Eichenstumpf zählen konnte, belief sich auf 450 Jahrringe.

Distrikt 26a des Ritterguts Imbshausen in Hannover. Sie ist seit einigen Jahren infolge Blitzschlags abgestorben. Sie soll ein Alter von 600 bis 700 Jahren haben (Brandes, pag. 108).

Salix alba. Bei der Stärkefabrik zu Primkenau steht eine Silberweide von 5,88 m U. in 1,25 m H. (Schube, pag. 121). In 1,30 m H. maß der Baum Dezember 1908 6,50 m an U. (Stielhagen). — Im Gutsgarten in Weizendorf bei Rastenburg steht eine Silberweide von 7 m U. (Jentzsch, pag. 74). Der Umfang betrug Dezember 1908 am Erdboden 7,20 m und in 1 m H. unter dem Abgang der Äste 7,90 m. Das Alter der Weide wird auf mindestens 150 Jahre geschätzt (Meyer). — In der Nähe des Ritterguts Thienhausen, Westfalen, steht eine Silberweide von 5,75 m U. in Brh. und 24 m H. (Schlieckmann, pag. 64). Der Umfang der Weide in 1,30 m H. betrug Januar 1909 6,60 m (Freifrau v. Haxthausen).

Salix caprea. Am Wege Karlsweiler-Wiesenau steht die stärkste Salweide, die bisher bekannt wurde. U. 1,35 m. In der Nähe einige andere starke Bäume bis 1,25 U. (Pfuhl, Nachtrag zu Bäume und Wälder der Provinz Posen, pag. 94). Von Salix aurita untersuchte ich eine 7 cm im Durchmesser haltende Sektion eines 3 m hohen Strauches. Der Abschnitt ließ 14 Ringe erkennen.

Salix fragilis. Zwischen Splawie und Woynitz in Posen steht eine Bruchweide von 5,5 m U. und 30 m H. (Pfuhl, Nachtrag pag. 94). Herr Dyniewzir hatte die Güte mir das Folgende mitzuteilen: Die fragliche Wiesenweide ist über 140 Jahre alt. Sie wurde in jener Zeit als Zaunpfahl eingeschlagen. Als später der Zaun abgerissen wurde, war der jetzige Baum schon eingewurzelt gewesen, infolgedessen hat man ihn stehen lassen[1]). So viel erfuhr ich von einem alten Mann namens Grehryk, dessen Vater ihm davon berichtet hat. Der Umfang der Weide betrug Dezember 1908 in 1,30 m H. 4,90 m, SL. 4,35 m.

Urticinen.

Ulmus. Auf die Artunterscheidung der Ulmen muß leider wegen der verwirrten Nomenklatur verzichtet werden. Auch läßt sich oft nur

1) Brandes berichtet aus der Klosteroberförsterei Göttingen, Schutzbezirk Fürstenhagen, pag. 93: „Im Jahre 1885 wurden Eichengruppen durch Pflanzung von Hellheistern angelegt; diese Heister wurden gegen das Schlagen und Fegen des Rehbocks gesichert durch 70—80 cm lange, 3—4 cm starke, mit sperrigen Reisern versehenen Fichtenknüppel, die am Ende zugespitzt und rings um die Heister eingeschlagen wurden. Zwei von diesen eingeschlagenen, zugespitzten Knüppeln haben Wurzeln geschlagen, sind festgewachsen und zeigen einen ganz guten Wuchs. Sie sind jetzt etwa 4 m hoch.“

an der Hand der nicht immer erreichbaren Früchte feststellen, ob U. campestris, montana oder effusa vorliegt. Manche Flatterrüster dürfte als solche nicht diagnostiziert sein und manche Rüster dürfte zugunsten der einen oder anderen Hauptart verwechselt worden sein. — Das Protokoll der Stadt Morges vom 10. Mai 1824 spricht von einer außerordentlich starken Ulme im dortigen Park, die in der Nacht vom 4. auf 5. Mai 1824 zusammengebrochen sei. Sie hatte am Stock einen Umfang von 16,68 m und unter der Verastung 3,60 m über Boden noch 10,29 m U., H. 36 m. Am Stock wurden 335 Jahrringe gezählt (Schweizer Baumalbum, No. XIV). — Die berühmteste lebende Ulme ist die Schimsheimer Effe in Rheinhessen. Ihr Umfang beträgt am Boden 15,3 m und in 1 m H. 13,2 m. Bei 2 m H. 10,7 m. KrBr. 16 m, H. 15 m (Bemerkenswerte Bäume im Grh. Hessen, pag. 4). — Die stärkste bisher beschriebene Ulmus effusa steht im Garten des Ritterguts Perkau und hatte in 90 cm H. 1879 einen U. von 6,43 m, KrBr. 27 Schritt, H. 28 m, SL. 3,1 m (Jentzsch, pag. 51), Dezember 1908 betrug der U. 6,43 m in 1,30 m H. gemessen, H. 20 m, Alter ca. 300—400 Jahre (Frhr. v. Schmidtseck).

Columniferen.

Tilia. Auf die Artunterscheidung ob Tilia parvifolia oder grandifolia vorliegt muß leider verzichtet werden, da diese Unterscheidung in der Literatur nicht durchgeführt wurde und da es oft überdies schwierig ist zwischen den beiden Arten genau zu unterscheiden.

Die größte Linde, wahrscheinlich auch der stärkste Baum Europas, ist die berühmte Linde zu Staffelstein. Von ihr ist im bayerischen Baumalbum, pag. 9 ausführlich die Rede. Ihr U. wird an der untersten Peripherie des Stammes auf $16^1/_2$ m knapp gemessen angegeben. 7,60 m betrage der Längs- und 4,50 m der Breitedurchmesser des Baumes. In Mannshöhe beträgt der U. noch über 15 m. Die Baumkrone ist recht verkürzt, der Stamm so ausgehöhlt, daß einst der französische Marschall Berthier in ihr sein Pferd gewendet haben soll. Herr geistl. Rat Müller hatte die Güte mir das Folgende mitzuteilen: die dem Friedhof zugewandte Seite des Baumes ist ganz abgestorben, ohne jedes Blatt. Die andere Seite ist noch ziemlich belaubt. Die Linde wird mit eisernen Bändern zusammengehalten. Ihr Alter wird auf 800 bis 1000 Jahre geschätzt. Die Messung der Linde, die eine Tilia grandifolia sein soll, wird durch ein Drahtgitter beeinträchtigt, ferner durch die großen Knorren und die leeren Zwischenräume. Nach einer November 1908 ausgeführten Messung beträgt der U. am Boden 17,40 und in 1,30 m H. 17 m. Der Baum habe, als er noch in Kraft stand, be-

deutend mehr gemessen, es werden Zahlenwerte bis zu 24 m U. angegeben. Es soll keineswegs Zwieselbildung vorliegen[1]).

Meine Nachforschungen über die von Hartig erwähnte Linde zu St. Bonnet in Frankreich, die einen U. von $15^1/_2$ m habe, waren wohl deshalb ergebnislos, weil es mehrere Orte dieses Namens gibt. — Die Linde von Château Chaillé bei Melles, Dép. Deux-Sévres maß 1804 15 m an U. und hat ein Alter von ca. 538 Jahren (De Candolle, Manuskr. pag. 15).

Sapindinen.

Acer campestre. Der stärkste Feldahorn steht im südlichen Teile des Schloßparks zu Oberglogau. Er hat in 1,25 m H. 3,40 m U. Ein anderer, der sich daselbst befindet, hat 3 m U. in entsprechender Höhe (Schube, pag. 138). Dezember 1908 hatten diese Ahorne in 1,30 m H. Umfänge von 3,50 resp. 3,30 m, H. 26 m. Ihr Standort ist etwas erhöht in gutem Schwemmboden neben früher sumpfiger Stelle. Nach Auskunft des früheren Gärtners Juraschek waren sie vor etwa 50 Jahren erheblich schwächer und noch in voller Kraft. Ihr Alter wird auf 150 bis 200 Jahre geschätzt (Urban). Am Herzberg in der Klosteroberförsterei Ilfeld, dicht bei der sog. Schafbrücke, steht ein alter innen hohler Feldahorn von 3,40 m U. in 1 m H. und 15—16 m Baumhöhe (Brandes, pag. 92).

Acer platanoides. In der Oberförsterei Lautenthal, Hannover, steht ein Spitzahorn von 5,10 m U. in 1 m H. und 25 m H., SL. 7 m. Das Alter der „dicken Aere“ wird auf 400 bis 500 Jahre geschätzt (Brandes, pag. 64).

Acer pseudoplatanus. Der stärkste Bergahorn ist der im Melchtal in der Schweiz. Er steht auf dem Gebiet der Gemeinde Kern 1359 m ü. M. und zwar auf Lehmboden mit Schrattenkalk als Untergrund. Bergwärts am Boden gemessen beträgt der U. 12,20 m. Desgl. in 70 cm H. 9,70 m und in $1^1/_2$ m H. 8,85 m, SL. 4 m (Schweizer Baumalbum, No. 21).

Frangulinen.

Buxus sempervirens. Im Garten des Oberförsterei-Dienstgehöftes zu Hachenberg findet sich eine 1,6 m hohe und ebenso breite Buchshecke, deren Alter auf mehrere Hunderte von Jahren geschätzt wird (Rörig, pag. 68). Die Hecke, ca. 15 m im Geviert, besteht aus einzel-

1) Bei manchen Baumveteranen, die durch auffallende Größe imponieren, handelt es sich tatsächlich nicht selten um Verwachsung aus 2 resp. 3 Bäumen. So wurde die berühmte Wassercypresse (Taxodium sempervirens) bei Oaxaca, die 33 m Umfang hält, jüngst als ein sog. Drilling gedeutet.

nen starken Stämmchen, die sich meist in ca. $^1/_2$ m H. vom Erdboden verzweigen und oben gerade beschnitten sind. Die Höhe und Breite beträgt etwa 1,7 m. Die Stämmchen sind stark belaubt und völlig gesund. In 10 cm H. über der Erde haben sie meist 8,5—9 cm Durchmesser. Ein Stämmchen hat daselbst 14 cm Durchmesser. Herr Oberförster Rottländer, von dem ich diese Mitteilungen Dezember 1908 erhielt, hatte außerdem die Güte mir ein aus einem 8 cm dicken Stämmchen herausgemeißeltes Stückchen Holz zu übersenden. Dasselbe zeigte auf einem mikroskopischen Schnitt 42 Jahrringe auf 11,3 mm Zuwachsbreite. Die mittlere Ringbreite hieraus berechnet betrug 0,3 mm, der stärkste Ring maß 0,8 mm. Bei einem jährlichen radialen Holzzuwachs von 0,4 mm wäre die Hecke demnach unter Berücksichtigung der Rindendicke auf nur 80jährig einzuschätzen. Ist jedoch der Zuwachs in den früheren Perioden ein geringerer gewesen, dann dürfte die Hecke in maximo nunmehr 150jährig sein. Das Buchsholz bildet an und für sich schon enge Jahrringe, deren Breite durch den Schnitt natürlich überdies noch mehr beeinträchtigt wird.

Eine der ältesten und stärksten Buchshecken steht vor dem Pitkellonyhaus in Perthshire. Es sind daselbst Stämmchen bis zu 41 cm U. und 10 m H. gemessen worden (Hunter, pag. 344).

Evonymus europaea. Schube berichtet pag. 140 von einem besonders starken Spindelbaum im Seminargarten zu Proskau, dessen einer Trieb 1,05 m U. habe. Auf Erkundigungen, die ich dieserhalb einzog, erhielt ich von Herrn Hauptlehrer Strunk die Nachricht, „daß ein Spindelbaum von 1 m U. weder im dortigen Seminargarten noch in den Anlagen der Kgl. Pomologie vorhanden sei. Wohl sei dieser Strauch in Gärten zu finden, in der Pomologie stünden sogar verschiedene E.-Arten, aber der stärkste Stamm erreicht dicht über dem Boden kaum die Dicke eines Oberarms. Auch in der Proskauer Umgegend wird kaum ein besonders starkstämmiger Spindelbaum anzutreffen sein, was durch Umfrage bei den maßgebenden Herren, die es wissen könnten, festgestellt wurde." — Jentzsch berichtet pag. 41 von einem Pfaffenhütchen im Garten des Gutes Schönwiese, daß dieser Strauch $6^1/_2$ m hoch sei, 12 Schr KrBr. habe und 66 cm in 1 m H. U. besitze.

Ilex aquifolium. Die stärkste, vielleicht auch älteste Stechpalme steht auf Gut Gourdiehill in Perthshire. Am Boden beträgt ihr Umfang 2,21 m und in $1^1/_2$ m H. noch 1,98 m und zwar bleibt dieser U. ungefähr derselbe bis ca. 9 m H., wo der erste Ast abgeht. Die KrBr. beträgt ca. 6 m (Hunter, pag. 495).

Rhamnus cathartica. Über den Kreuzdorn von Brauchitschdorf in Schlesien hatte Herr Kantor J. Fudel die Güte, mir das Folgende mitzuteilen: Der Kreuzdorn steht bei der Ziegelei auf der Linnichtwiese, ist 4 m hoch und hat, wo sich der Stamm verzweigt, ca. 88 cm U. Er steht in einem Steinhaufen, der im Lauf der Zeit um das Stämmchen aufgeschüttet wurde. Die Stammhöhe beträgt, von der Verzweigung bis zum Wiesenniveau gemessen, ca. $1^1/_4$ m. Ein 62 Jahre alter Verwandter sagt, daß der Stamm schon zu seiner Kindheit gestanden hätte und damals so dick wie ein Mannsgelenk gewesen sei. Der Stamm trägt jetzt noch vorjährige vertrocknete und gleichzeitig frische Beeren. Er hat viel dürres Geäst, steht aber sonst noch ganz frisch.“ Es kann also zutreffen, daß der Kreuzdorn, wie Willkomm behauptet, über hundertjährig werden kann. — Bei Meseritz steht ein starker Baum, der aus drei zusammenhängenden Stämmen besteht. Die vorderen Stämme besitzen einen U. von 1,2 und 1,5 m in Brh. Der Baum steht an der Kegelbahn des Schützenhauses (Pfuhl, pag. 131).

Rhamnus Frangula. Der älteste Marburger Faulbaum zeigte 30 Ringe auf 8,8 cm Dm.; der stärkste war 12,2 cm dick. Die Höhe der beiden Sträucher betrug 6 resp. 5 m. — Der stärkste Faulbaum mit 73 cm U., ein anderer mit 55 cm U. befinden sich in einer Bodensenknng zwischen Dembogura und Ludwigshöhe (Pfuhl, pag. 110).

Vitis vinifera. Ein Alter von ca. 50 Jahren hat ein Weinstock, der in einem Glashaus zu Kinnell bei Auchmore gezogen wird. Er hat eine Länge von ca. 50 m und trägt noch reichlich Früchte (Hunter, pag. 390).

Thymelaeinen.

Daphne Mezereum. In „Lebensdauer der Sträucher“ wurde ein Seidelbastausschlag von 16 cm U. zu Patschkey erwähnt. Wie mir Herr Lehrer Poguntke mitteilt, hat der Besitzer desselben den Strauch leider ausgerottet, nachdem er auf die Giftigkeit der Pflanze aufmerksam gemacht worden sei. Jentzsch berichtet pag. 50 von einem Kellerhals in der Plantage des Dorfes Gr. Dirschkeim, der 1866 18 cm dicht über dem Boden dick und 1,26 m hoch war. Herr Gronau teilte mir November 1908 mit, daß Kellerhalsstämmchen vereinzelt, auch in Gruppen in der 1800 angelegten Plantage sich vorfinden. Sie sind bis ca. 1 m H., aber nicht höher beobachtet worden und hätten bis zu 4 cm Dm. — Jentzsch berichtet ferner ebendort, daß auf Rittergut Arklitten auf einem Beet ein Kellerhalsstämmchen stand, das 1875 am Boden 6,5 cm Dm. hatte, 1,1 m hoch war und eine KrBr. von 1,6 m hatte. Herr Obergärtner Schwarck berichtet, daß daselbst 1907 ein ca. 80 cm

hohes Stämmchen eingegangen sei. Es hätte einen Umfang von 8 cm gehabt und wäre ca. 38—40 Jahre alt gewesen. — Ein $2^1/_2$ cm im Dm. haltendes Stämmchen, das von Herrn Dr. Graf zu Leiningen am Plansee in Tirol gesammelt wurde, zeigte 38 Jahrringe.

Hippophaë rhamnoides. Bei Wilhelmshöhe befindet sich ein Sanddorn von $10^1/_2$ m H. und 72 cm U. (Rörig, pag. 146).

Umbellifloren.

Cornus sanguinea. Schube erwähnt pag. 14 aus dem Forst bei Smortawe: Im Jagen 12 auffallend starke Stämme der Hartriegel bis zu 38 cm U. Herr Oberförster Strimer hatte die Güte, mir diesbezüglich das Folgende mitzuteilen: Die stärksten Hartriegel in Jagen 12, jetzt Jagen 43, sind wie folgt gemessen worden. I. U. über dem Boden 20 cm, U. in Brh. 15 cm; II. über dem Boden 21 cm, U. in Brh. 16 cm; III. U. über dem Boden 27 cm, U. in Brh. „24 cm“. Die Höhe der Stämme beträgt $4—4^1/_2$ m, ihr Alter wird auf 70—80 Jahre geschätzt.

Rosifloren.

Crataegus oxyacantha. Über den ältesten Weißdorn hatte Herr Justizrat Risse-Soest die Liebenswürdigkeit, mir Juli 1908 die geschichtlichen Mitteilungen des Herrn Professor Dr. Vogeler und die botanischen Mitteilungen des Herrn Professor Schönemann zu vermitteln: „Der Weißdorn steht im Garten der Gesellschaft Resource zu Soest in Westfalen und findet sich schon in den 30er Jahren des 16. Jahrhunderts verzeichnet; es seien: under dem „alden Dorne“ up Sünte Jörgens Kerkhofe die Schmiedehausarmalmosen ausgeteilt worden. Ein Professor der Universität Upsala bezeichnete den alten Dornbaum als eines der ältesten pflanzlichen Gebilde auf europäischem Boden. Als die Resourcengesellschaft 1823 dem Stadtbaumeister Mick den Abbruch der St. Georgskirche und den Bau eines Resourcenhauses überträgt, wird in § 17 der Bedingungen ausdrücklich bemerkt, daß der auf dem Kirchhofe befindliche Dorn unbeschädigt bliebe und geschützt werden müsse.“ „Der Stamm des alten Weißdorns erhebt sich 1,60 m hoch bis zur ersten Verästelung. Sein elliptischer Umfang beträgt an dieser Stelle 2,35 m! Von hier strebt der Hauptstamm noch weiter aufwärts in vorwiegend senkrechter Richtung. Nachdem er vom Erdboden an die Länge von 3,50 m erreicht hat, entsendet er einen Ast, der sich schräg nach oben wendet. Seine weiteren Verzweigungen breiten sich zur höchsten Fläche der Kronenwölbung aus, die sich 7,50 m hoch erhebt. Ein zweiter Ast in der Höhe von 1,60 m, dessen Umfang an seinem Ursprung 1 m beträgt, schließt in weiterer Verzweigung seine niedrigere, aber weiter ausgebreitete Kronenfläche der ebenerwähnten an; nach entgegengesetzter

Richtung setzen zwei kleinere Äste durch ihre Verzweigung das Laubdach fort. Von unten gesehen bildet die äußere Begrenzung der Krone eine ellipsenförmige Linie, die mit einer größeren und kleineren Einbuchtung versehen ist. Die große Achse beträgt 10 m, die kleine 8 m. Die Äste werden an fünf Stellen durch Holzpfosten gestützt. Der Stamm ist mit knollenartigen Auswüchsen versehen und finden sich in seinem Innern beträchtliche Hohlräume. Vor Jahren sind dieselben von sachverständiger Hand eines Gärtners mit Lehm ausgefüllt und mit Korkrinde nach außen hin bekleidet worden. An manchen Stellen erkennt man die Bruchstellen einstiger Äste. Aber das Laub prangt noch jedes Frühjahr in frischem und saftigem Grün; ein Sternenteppich von weißen Blüten breitet sich im Lenz über den altehrwürdigen Stamm."

Bekannt in Schottland ist der „Thorn-tree" zu Dunning, der in der Mitte des 18. Jahrhunderts zur Erinnerung an die Einäscherung des Dorfes gepflanzt wurde. Er hat einen Grundumfang von 1,60 m und eine SL. von ca. 1 m. Die zugeschnittene Krone ist 5 m hoch (Hunter, pag. 180).

Pirus communis. Im Dorfe Reinersdorf südlich vom Gutshofe steht ein Feldbirnbaum von 12 m H. und 4,20 m U. in 1,25 m H. (Schube, pag. 131). Der wilde Birnbaum ist innen hohl. Vergangenes Jahr brachte er eine Menge ungenießbarer Birnen hervor. Die starken Äste vegetieren kräftig. In 1,30 m H. maß der Baum November 1908 4,27 m. In 1,30—1,50 m H. ist der Umfang am geringsten, nach oben und unten zu stärker (Dr. Krusse).

Pirus Malus. Der stärkste bisher beschriebene Apfelbaum steht „auf der Eiche" bei Marbach. U. in Brh. 3,63 m, H. 18 m, KrBr. 20 Schr. Das Alter des hohlen mit Misteln besetzten Baums ist auf 200 Jahre berechnet worden.

Prunus avium et cerasus. Die Arten des Kirschbaums werden in der Literatur nicht immer unterschieden. Der stärkste Kirschbaum stand an der Hochstraße von Eiersheim und war unter dem Namen Begleitsbaum bekannt. Er hatte ca. 4 m Stammumfang und ein 300 bis 400jähriges Alter erreicht. Er ist durch Blitzschlag völlig zerstört worden (Klein, pag. 324).

Prunus Mahaleb. Am Abhang des Schanzenbergs bei Gut Plicken stehen Weichselkirschen in großer Zahl; eine hatte 1897 am Boden 1,40 m U. Sie verzweigt sich bald über der Erde (Jentzsch, pag. 44).

Prunus Padus. Auf der rechten Seite des Flusses, an dem das Gut Dahlheim liegt standen 1875 einige sehr alte, hohe Traubenkirschen.

Der größte Baum hatte 1,34 m U. in 90 cm H., 15 Schritt KrBr., H. 14 m (Jentzsch, pag. 43).

Prunus spinosa. Die stärkste bisher beobachtete Schlehe steht am hinteren Waldweg zwischen Wehrda und Michelbach. Ihre Höhe beträgt 2,60 m, der U. „42 cm". Ihr Alter ist auf ca. 30 Jahre berechnet worden.

Rosa. Von der Rose zu Hildesheim und der Tausendjährigen der Lüneburger Heide war in der „Lebensdauer der Sträucher" die Rede. Eine dritte berühmte Rose ist die in der Kirche zu Finkenthal, über die Herr Kirchenrat E. Keil die Güte hatte, mir das Folgende mitzuteilen: „Es handelt sich nicht um eine Wildrose, sondern um eine gefüllte Edelrose, einer Var. der Centifolie. Sie ist in der Nähe des Altars am Predigerstuhl aufgeschossen. Sie wurde erstmals im Jahre 1819 bemerkt, als sie durch eine Spalte des Steinpflasters hindurchgebrochen war. Es handelt sich wahrscheinlich um einen Ausläufer der Rosen, die auf den Gräbern des um das Gotteshaus liegenden Kirchhofs gepflanzt waren. Sie wurde zuerst von dem Küster bemerkt, der den erkrankten Pfarrer in den Gottesdiensten zu vertreten hatte und das Aufschießen des Rosenschößlings als ein günstiges Zeichen für die Genesung seines Pastors ansah. Der Schößling wuchs und bekam eine Krone. Im Jahre 1823, als der Pfarrer wieder erkrankte, konnte der Küster die ersten Blüten demselben mitbringen, drei Tage darauf starb der Pastor und in seinem Sarge hält er die ersten Rosen jenes Rosenstocks. — Die Rose ist in ihrem Wurzelstock etwa 3 cm dick; zwei, je einen guten Zentimeter starke Triebe sind, weil abgestorben, abgeschnitten. Jetzt wächst ein solcher etwa $2^1/_2$ m hoch und breitet sich dann über den ganzen Stuhl wohl 5 bis 6 m weit aus und trägt eine Menge von Blüten, oft 30 bis 40 Blüten zu gleicher Zeit, so daß der ganze Raum der geräumigen Kapelle mit starkem Duft durchzogen wird. Am Hauptschößling ist ziemlich unten ein Nebenschuß von der gleichen Stärke wie dieser, er ist jetzt vertrocknet und muß daher entfernt werden. Es sei bemerkt, daß wie Neustadt an der großen Linde den Baum, so die Gemeinde Finkenthal den Rosenstock im Siegel führt."

Gleichfalls berühmt ist der Rosenstock zu Garvock in Schottland, der von „Prince Charlie" in der Mitte des 18. Jahrhunderts gepflanzt sein soll. Es handelt sich um Wurzeltriebe einer „Provence oder Jacobiterose" (Hunter, pag. 194).

Der älteste Trieb einer Rosa dumetorum war 14 Jahre alt geworden, der stärkste maß 4 cm im Dm. Der älteste Trieb einer Rosa rubiginosa war 13jährig, der stärkste ebenfalls 4 cm dick.

Sorbus aucuparia. Fast auf der Höhe des Salzbergs bei Seitenberg steht eine Eberesche mit dem außergewöhnlichen U. von 1,97 m in 1,25 m H. (Schube, pag. 26).

Sorbus torminalis. Die stärkste Elsbeere steht im Gutsforst Hastenbeck, Hannover, U. 2,08 m in 1 m H., SL. $3^1/_2$ m (Brandes, pag. 40).

Leguminosen.

Spartium scoparium. Den stärksten Dm. von $10^2/_3$ cm hatte bei nur 9jährigem Alter eine Wurzelhalssektion aus der Umgegend von Marburg. Das älteste Stämmchen von ebendort war 14jährig und hatte die bemerkenswerte Höhe von $4^1/_2$ m.

C. Sympetalen.

Ericinen.

Calluna vulgaris. Die stärkste Heidekrautsektion maß 31 mm im Durchmesser an der Wurzelkrone.

Erica carnea. Ein nur $5^1/_2$ mm dickes, aber 21jähriges Stämmchen wurde bei Oberbozen von Herrn Dr. Graf zu Leiningen gesammelt.

Rhododendron ferrugineum. Das stärkste, gleichzeitig auch älteste Alpenrosenstämmchen erwähnter Art wurde von Herrn Dr. Graf zu Leiningen auf dem Arlberg in Tirol gesammelt. Es hatte den beträchtlichen Dm. von 32 mm an der Wurzelkrone und ließ daselbst 46 Jahrringe erkennen.

Vaccinium Myrtillus. Ein 0,9 cm starker Holzabschnitt eines Heidelbeerstrauches zeigte 28 Jahrringe.

Contortae.

Fraxinus excelsior. Eine mächtige Esche befindet sich in einem Wirtsgarten zu Logierait in Schottland. Ihr Umfang wurde in den New Statistical Account folgendermaßen angegeben: am Boden $16^1/_3$ m, in 90 cm H. $12^1/_4$ m und in $3^1/_3$ m 6,7 m. Die Scheitelhöhe beträgt 20 m. Th. Hunter gibt pag. 545 ihren Umfang derart an: $14^1/_2$ m in 30 cm H. und 9,90 m in $1^1/_2$ m H. Der hohle Stamm dient als Wirtslaube.

Von einer Esche von $12^3/_4$ m in $1^1/_4$ m H. wird aus Galway in Irland berichtet (Fußnote zu de Candolle, Manuskr. pag. 19).

In der Oberförsterei Darslub in Westpreußen steht eine Esche von 7 m U. und 23 m H. SL. $2^1/_2$ m. Der Stamm ist hohl (Conwentz, pag. 23). Die Esche hat in 1,30 m H. einen Umfang von 7,54 m. Sie steht auf frischem humosen sandigen Lehm unweit einer moorigen Einsenkung, also auf sehr günstigem Standort. Eine Schätzung des Alters der gänzlich hohlen Esche ist schwer, zumal sie nicht regel-

mäßig gewachsen ist. sondern große maserartige Ausbuchtungen hat, jedenfalls dürfte sie jünger sein (starkes Wachstum infolge der günstigen Bodenverhältnisse) als sie aussieht. Herr Oberförster Mantey, dem ich diese Mitteilungen verdanke, schätzt ihr Alter daher auf nur 200 Jahre.

Personatae.

Lycium barbarum. Eine 6,8 cm im Dm. starke Sektion eines Bocksdorns zeigte 31 Jahrringe.

Rubiinen.

Lonicera periclymenum. Der stärkste Holzkörper eines Geißblattes maß 31 mm im Dm.

Lonicera xylosteum. Die älteste Heckenkirsche war 33jährig, die stärkste maß 3,6 cm im Dm.

Im vorliegenden habe ich versucht Maximalwerte für den Umfang mitteleuropäischer Holzgewächse aufzustellen. Sollten diese Werte bei dieser oder jener Art übertroffen werden, so wäre ich für genaue diesbezügliche Mitteilungen an meine Adresse nach Braunfels a. Lahn sehr zu Dank verpflichtet.

Literaturnachweis.

1) De Candolle, „On the Antiquity of trees" in A letter from J. M. to Edward Jesse, Esq., with foot-notes of J. M. The Gentleman's Magazine, June 1836. Im Besitz des British Museum. Herr J. Tilley hatte die Güte mir eine Abschrift dieser Abhandlung zu übermitteln.
2) Th. Hunter, Woods, Forests and Estates of Perthshire. Perth. 1883.
3) H. Gadeau de Kerville, Les vieux Arbres de la Normandie. Fac. I—IV. Extr. du Bull. de la Soc. d Amis des Scienc. nat. de Rouen, 1890—1898.
4) Baumalbum der Schweiz. Text von J. Coaz. Lief. 1—5. Bern 1896—1900.
5) Fr. Stützer, Die größten, ältesten oder sonst merkwürdigen Bäume Bayerns. München 1900—1905.
6) A. Jentzsch, Nachweis der Bäume, Sträucher und erratischen Blöcke in Ostpreußen. Königsberg 1900.
7) Conwentz, Forstbotanisches Merkbuch von Westpreußen. Berlin 1900.
8) J. Clayton, Cowthorpe Oak. From the Transactions of the Botanical Society of Edinburgh 1903
9) Pfuhl, Bäume und Wälder von Posen. Deutsche Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft, Posen 1904.
10) E. Schlieckmann, Westfalens bemerkenswerte Bäume. Bielefeld u. Leipzig 1904.
11) Bemerkenswerte Bäume des Großherzogtums Hessen. Darmstadt 1904.
12) A. Rörig, Forstbotanisches Merkbuch von Hessen-Nassau. Berlin 1905.
13) Winkelmann, Forstbotanisches Merkbuch von Pommern. Berlin 1905.
14) Fr. Kanngießer, Über Lebensdauer und Dickenwachstum der Waldbäume. Allgem. Forst- u. Jagdztg. 1906, Juni u. ff.
15) W. Heering, Forstbotanisches Merkbuch von Schleswig-Holstein. Berlin 1906.
16) Th. Schube, Waldbuch von Schlesien. Breslau 1906.
17) Fr. Kanngießer, Über Lebensdauer der Sträucher. Flora 1907.
18) Brandes, Forstbotanisches Merkbuch von Hannover. Hannover 1907.
19) L. Klein, Bemerkenswerte Bäume im Großherzogtum Baden. Heidelberg 1908.
20) Pfuhl, Bäume und Wälder der Provinz Posen. Nachtrag I. 1908.
21) Fr. Kanngießer, Bemerkenswerte Bäume und Sträucher der Umgegend von Marburg. Gießen 1909, Verlag von W. Nitschkowski.

Von den Vegetationsorganen der Selaginella Lyallii Spring.

Von H. Bruchmann.

(Mit 28 Abbildungen im Texte, S. Lyallii betreffend.)

Selaginella Lyallii gehört zu den hohen, kräftigen, dichotropen Arten dieser Gattung. Sie besitzt als Hauptachse ein unterirdisch kriechendes und langsam fortschreitendes, mit gleichgestalteten gefransten farblosen Blättern besetztes Rhizom. Aus den Seiten desselben treten abwechselnd rechts und links aufrechte und gestielte wedelartige Sproßsysteme hervor und an den Auszweigungswinkeln derselben nach abwärts gerichtete Wurzelträger, aus denen starke und reich verzweigte Wurzelsysteme ihren Ursprung nehmen. Während die Wedelstiele gleichgestaltete lanzettförmige Blätter in kreuzenden Paaren geordnet tragen, sind die Blätter an den fiederartig verzweigten Wedelteilen doppelgestaltig und in dorsiventraler Anordnung aufgereiht (vgl. Fig. 1).

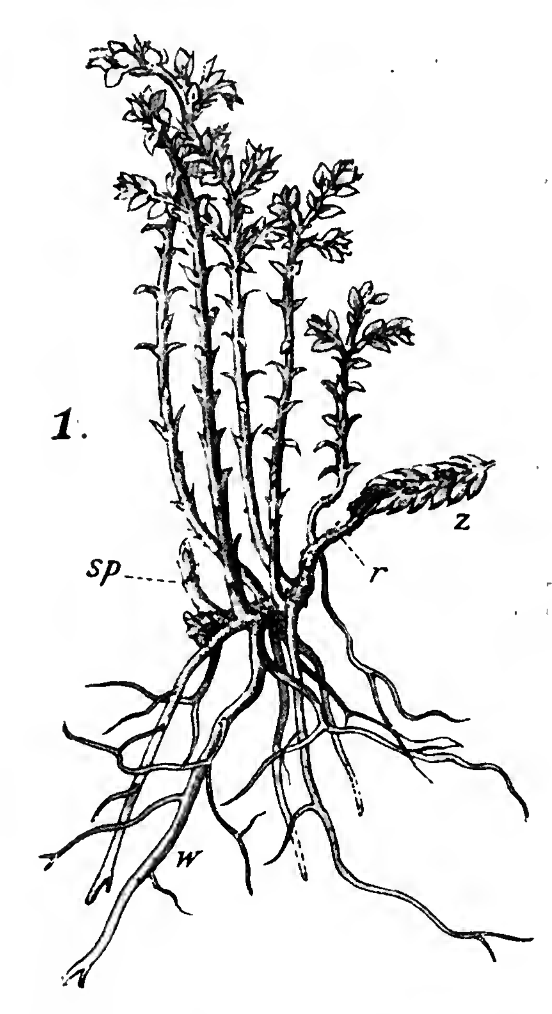


Fig. 1. Junges Pflänzchen durch vegetative Vermehrung aus einem Zweige des Wedels gewonnen. *z* Zweigstück, *r* Rhizom. Schwache Vergr.

Russow machte zuerst auf ein von den meisten anderen Selaginellen abweichendes Stammscheitelwachstum dieser Art aufmerksam[1]), wodurch ich Anregung fand, mich mit der S. Lyallii eingehend zu beschäftigen. Über die Ergebnisse meiner Untersuchung referierte ich schon vor langer Zeit in einer Generalversammlung des „Thür. Vereins für die gesamten Naturwissenschaften“[2]).

An dem vollständigen Bilde dieser Pflanze fehlte mir aber noch ihre embryonale Entwicklung. Allein meine wiederholten Kulturversuche dieser Pflanze in Gewächshäusern Gothaer Handelsgärtnereien (ein eigenes

1) Russow, Vergl. Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen. Mémoires de l'Académie de St. Pétersbourg 1873, pag. 176.

2) Ein sehr gekürztes Referat darüber findet sich in Giebel's Zeitschrift für die gesamten Naturwissenschaften, Berlin, Hempel & Parey, Dritte Folge, 1877, Bd. I, pag. 524 u. f.

Gewächshaus stand mir nicht zur Verfügung) zur Erlangung des nötigen Sporenmaterials endeten immer mit dem Absterben der Pflanze.

Inzwischen ist nun von Harvey-Gibson[1]) in seiner Anatomie der Gattung Selaginella auch S. Lyallii im Bau der Stengel, der Ligula, der Blätter und der Wurzel eingehend behandelt worden, aber zur Vervollständigung dieses Pflanzenbildes bleibt immer noch manches nachzutragen übrig.

Reiches Material zum eingehenden Studium dieser Pflanze gewinnt man durch ihre leicht zu erzielende vegetative Vermehrung. Legt man nämlich junge oder alte Zweige der aufrechten wedelartigen Sproßsysteme (mit oder ohne Ähren), welche mit der Mutterpflanze im Zusammenhange bleiben oder auch von ihr getrennt sein können, auf feuchten Sand oder auf gewöhnliche Erde, auch auf Torf oder in Wasser, so kann man nach etwa 6—10 Wochen an jeder Zweigspitze ihre Umbildung zu einem unterirdisch kriechenden Rhizom wahrnehmen (Fig. 2),

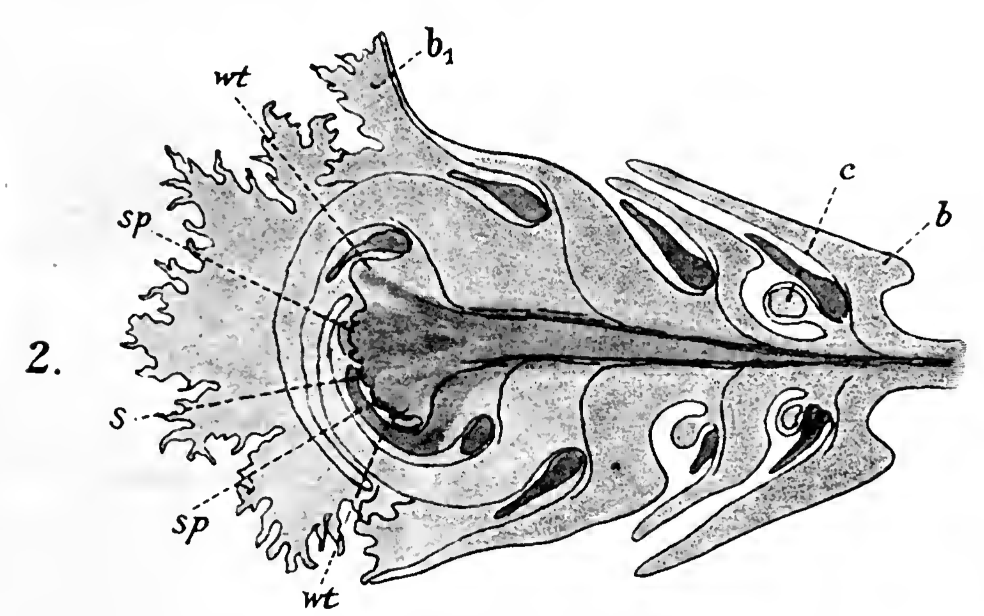


Fig. 2. Ein sich aus einem Blütenzweige bildendes junges Pflänzchen im Längsschnitt. Die fortwachsende Sproßachse stellt die Ausbildung von Sporangien (*c*) ein, entwickelt an Stelle der ganzrandigen Blätter (*b*) breite ausgefranste (b_1) und erzeugt die ersten Seitensprosse (*sp*) und Wurzelträger (*wt*). Vergr. 16.

was auch bei anderen dichotropen Arten (z. B. S. umbrosa, S. amoena, S. setosa, S. caulescens, S. erythropus, S. lepidophylla u. a. m.) zu beobachten ist. Ich habe hierüber schon berichtet[2]), auch findet sich in der Abteilung der Pteridophyten von Engler's natürlichen Pflanzenfamilien auf pag. 780 (Fig. 408) ein Habitusbild von S. Lyallii mit der Umbildung einiger Zweige in neue junge Pflänzchen vor.

1) Harvey-Gibson, Contributions towards a knowledge of the Anatomie of the Genus Selaginella Spr. Part. I. The Stem (Annals of Botany, Vol. VIII, Nr. 30, June 1894). Part II. The Ligule (Annals of Botany, Vol. X, Nr. 37, March 1897). Part III. The Leaf (Annals of Botany, Vol. XI, Nr. 41, March 1897). Part IV. The Root (Annals of Botany, Vol. XVI, Nr. 63, Sept. 1902).

2) A. a. O., pag. 524. Man vergleiche auch Goebel, Bot. Ztg. 1880, pag. 821, sowie Engler's Natürl. Pflanzenfamilien, Pteridophyten, pag. 666.

Noch besser als die durch eine vegetative Vermehrung gewonnenen neuen jungen Pflanzen wären für unsere Forschung solche aus einer generativen Vermehrung gewesen. Die embryonale Entwicklung einer dichotropen Form ist noch unbekannt, und es drängt sich hier außer anderen Fragen namentlich die Frage auf, ob die aus der ersten Verzweigung des Embryos entstehenden beiden Gabeläste zu Rhizomen solcher Pflanzen auswachsen werden, was zwar schon im voraus als wahrscheinlich gelten kann. Diese Gabeläste dürften in der gleichen Ebene, in der sie entstehen, sich voneinander wenden und sich vielleicht beide zu Rhizomen ausbilden. Denn die Verzweigungen der Rhizome sowie der ihnen entstammenden Wedel, welche immer in derselben Ebene auftreten, müssen diese senkrecht zu der ersten Dichotomieebene des Embryos gerichtet haben[1]). Leider aber konnte ich diese Frage nicht auf Grund direkter Beobachtung beantworten, da mir zur Untersuchung nur das aus der vegetativen Vermehrung gewonnene Material zur Verfügung stand.

I. Von den Sprossen.

1. Das Scheitelwachstum.

Von dem Stammscheitel der S. Lyallii gibt Russow[2]) an, daß diesem, wie auch dem einiger anderer Arten dieser Gattung, die durch Größe und Form abweichende Scheitelzelle fehle. Die den Vegetationskegel überziehende Schicht verhalte sich aber insofern abweichend von der entsprechenden bei den Phanerogamen, als sie nicht scharf abgegrenzt sei und außer antiklinen auch perikline Teilungen eingehe. Die Anordnung der Zellen des Vegetationskegels sei derartig, daß man sich denselben aus fächerförmig oder richtiger pinselartig nach außen divergierenden Zellenlinien zusammengesetzt denken könne, deren jede an ihrem äußeren Ende fortwachse.

Wir wählen uns zur Prüfung des Scheitelwachstums die Spitzen der im ungestörten Längswachstum begriffenen wedelartigen Sproßsysteme aus. Die Scheitelansicht solcher Vegetationspunkte von oben (Fig. 3) bestätigt Russow's Angabe von dem Fehlen einer bei den Selaginellen zu erwartenden zwei- oder dreiseitigen Scheitelzelle. Sämtliche Zellen eines solchen Organs sehen nach Form und Teilungsweise gleichwertig aus. Auch zeigt ein medianer Längsschnitt (Fig. 4) durch die oberflächliche Zellenlage der Scheitelkuppe neben der antiklinen auch die perikline Teilung. Aber die von Russow angegebenen fächer- oder pinselartig nach außen divergierenden und mit besonderen End-

1) Vergl. darüber des Verf. Darlegung bei Sel. spinulosa, pag. 18—22.

2) Russow, a. a. O., pag. 176.

zellen ausgestatteten Zellfäden zeigt solch Scheitelbild nicht. Vielmehr führen die Zellreihen von unten her auf eine oder einige Zellen der Scheitelmitte, von wo aus das ganze Meristem des Sproßscheitels Erneuerung findet. Ideal wäre es ja, eine einzige feststehende prismatische oder obeliskenförmige Initiale als die Mutterzelle des gesamten Baumaterials der Scheitelspitze anzunehmen, durch deren perikline Teilung nach abwärts Segmente für das zentrale Gewebe abgegeben werden, während ihre antikline Teilung Segmente für die oberflächlichen Zellen erzeugt und die periklinen Segmente der letzteren die Rinde aufbauen. Allein eine solche den Gipfel des Vegetationspunktes einnehmende Zelle tritt nicht besonders hervor. Sie gleicht in Größe, Form und Teilungsweise den benachbarten Zellen (vgl. Fig. 3 u. 4), weshalb die Herrschaft

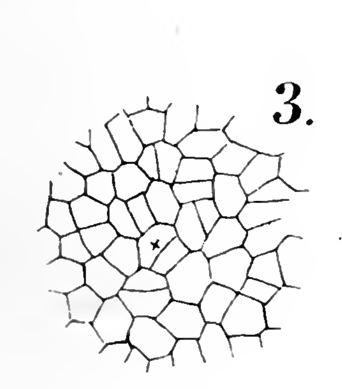


Fig. 3. Scheitel eines Sprosses von oben. Die mit einem Kreuzchen bezeichnete Stelle ist die Scheitelmitte. Vergr. 440.

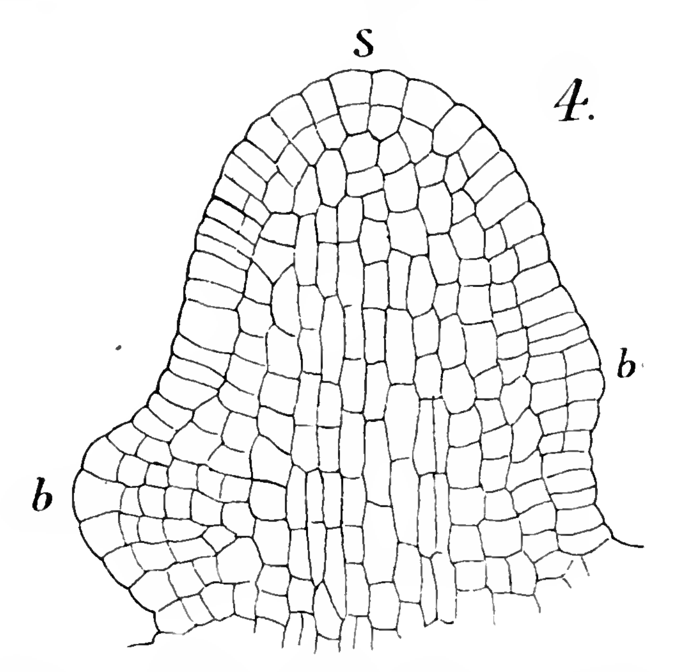


Fig. 4. Längsschnitt durch den Sproßscheitel eines Wedelzweiges. *s* die Scheitelmitte, *b* Blattanlagen. Vergr. 440.

solcher Zelle unsicher und wandelbar erscheint und diese durch Beeinflussung mannigfacher Art und durch Wachstumsverschiebungen leicht von einem seitlich abgetrennten Segment im Kampfe um die Scheitelmitte zur Seite geschoben werden wird. Es ist hier die gleiche Art des Wachstums, die ich schon bei S. spinulosa nachgewiesen habe, die auch für die Gattung Lycopodium gilt und am besten kurz als ein Scheitelwachstum mit wandelbaren Initialen gekennzeichnet wird. Eine Differenzierung der Gewebe tritt spät ein und kann am Sproßscheitel selbst noch nicht erkannt werden.

Die Scheitel der fiederartig verzweigten Nebensprosse unserer Pflanze beleben sich, wie wir wissen, in auffallender Weise, wenn sie einem feuchten Substrate ausgesetzt werden. Die dünnstieligen Sprosse erstarken allmählich, dringen nach abwärts wachsend in das Substrat

ein und erzeugen an Stelle der grünen, lanzettförmigen, ganzrandigen, ungleichen Blätter in dorsiventraler Anordnung schuppige, zerfranste, farblose, in vier Reihen gestellte Blätter. Kurz, ein Nebensproßscheitel von beschränktem Wachstum wird zu einem Hauptsproß mit andauerndem Wachstum, d. i. zu einem echten Rhizom der Pflanze umgebildet, wodurch also die Pflanze verjüngt und vegetativ vermehrt wird.

Wie nun die größere Feuchtigkeit, welche diese Anregung zur Erneuerung und Umbildung hervorruft, in solch einem abgetrennten wurzellosen Zweige aufgenommen wird, habe ich nicht bestimmt. Vielleicht vermag die ganze Oberfläche des Zweiges das Wasser aufzunehmen oder es sind besonders die Blattligula und auch die ausgefransten farblosen Blätter selbst zur Wasseraufnahme befähigt.

Fig. 2 stellt einen Ährenzweig in seiner Umformung zu einem Rhizom im Längsschnitt dar. Die letzten Sporangien sind verkümmert, das Weiterwachsen auf dem feuchten Substrat hat sogleich mit den neuen Rhizomblattformen begonnen (b_1 in Fig. 2), und nachdem nun aus den von den hinteren Wedelteilen in Lösung zugeführten Baustoffen der umgestaltete Sproß mehrere Millimeter Länge und entsprechende Dicke erreicht hat, geht es alsbald an die Auszweigung der abwechselnd rechts und links in gewissen Zeitfolgen auftretenden Sprosse und Wurzelträger, wobei das Rhizom allmählich fortschreitend immer mehr erstarkt und auch seine Seitenorgane, die zunächst noch jugendliche Formen annehmen, immer kräftiger entstehen läßt.

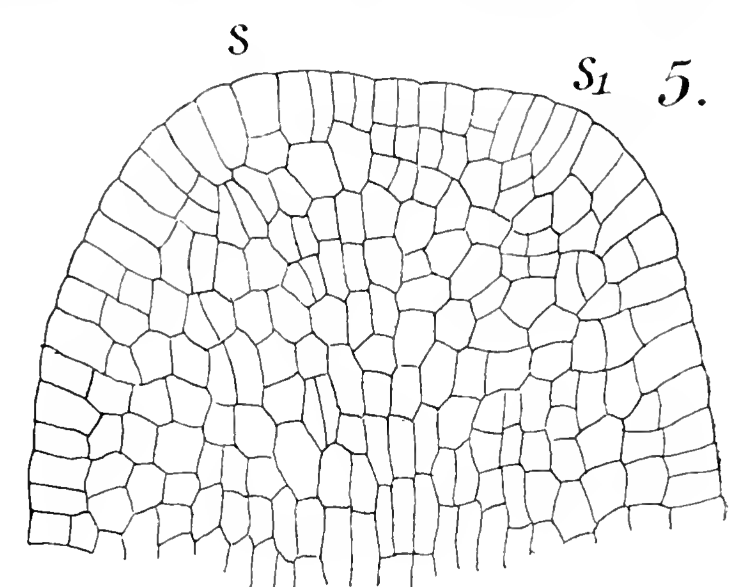
2. Die Verzweigung.

Die erste Verzweigung des Keimlings dieser Pflanze ist sicher eine echte Dichotomie, wie z. B. die der S. spinulosa, S. Martensii u. a. m., während dann aber die weiteren Verzweigungen den Charakter der echten Gabelung verlieren.

Bei S. Lyallii sind die von dem unterirdischen Hauptsproß (dem Rhizom) nach den Seiten abgegebenen Zweige schon bei ihrer Anlage stärker und entwickeln sich auch kräftiger als der Muttersproß, der nur langsam im Substrate fortschreitet, während die aus ihm entstehenden Seitensprosse rege aufwärts streben und in ihrer fiederig verzweigten Form $^1/_2$ m Höhe erreichen können.

Mediane Längsschnitte durch junge Auszweigungsanlagen des Rhizoms (Fig. 5—8) lassen die Aufteilung des Mutterscheitels in zwei gleichwertige Vegetationspunkte, also eine echte Gabelung, nicht erkennen. Es ist aber bei solchem Scheitelwachstum mit nicht besonders gekennzeichneten Initialen schwerer als bei dem mit einer Scheitelzelle,

den Vorgang der Auszweigung näher zu verfolgen. Wie Treub[1]) für die Verzweigung der S. Martensii feststellte, beginnt sie mit der Auflösung der Scheitelzelle. Aber auch hier haben bei dem gleichen Vorgange die Initialen der Scheitelmitte durch eine von der bisherigen abweichende Wachstumsweise die Verzweigung einzuleiten. Als den Anfang einer Verzweigung des Rhizoms darf ein Scheitelbild, das Fig. 5 darstellt, mit Sicherheit ausgegeben werden. Mit einer Verbreiterung des Scheitels in der Auszweigungsebene ist der Anfang gemacht, was nur durch eine veränderte Wachstumsweise des ganzen Gipfelmeristems vor sich gehen konnte. Einmal haben die durch perikline Teilungen an das Scheitelinnere abgetrennten Zellsegmente das Streben, in der Längsachse zu wachsen, eingestellt und beginnen sich mehr in die Breite zu dehnen. Gleichzeitig teilen sich die Initialen der Scheiteloberfläche fleißig antiklin, namentlich nach den auszweigenden Seiten hin (Figur 5 und 6). Im Sproßinnern aber macht sich alsbald eine solche Anordnung und Teilung der Zellen bemerkbar, daß hier die divergente Wachstumsrichtung für die neuen Sproßvegetationspunkte zuerst und schon deutlich ausgeprägt entgegentritt, ehe diese äußerlich als gesonderte Höcker erkennbar werden (Fig. 6), worauf denn auch äußere Zellen an den Stellen einer von innen her erstrebten neuen Wachstumsrichtung lebhaftere perikline und antikline Teilungen eingehen,



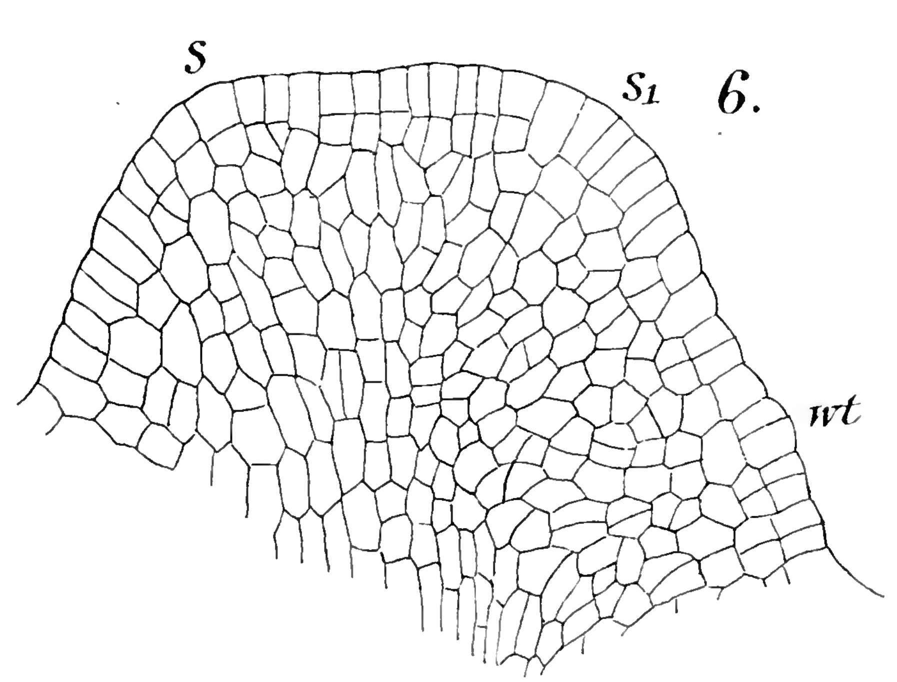


Fig. 5 u. 6. Längsschnitte durch das einen Seitensproß auszweigende Rhizom in den ersten Entwicklungsstadien. *s* der Rhizomscheitel, s_1 der abzweigende Seitensproß, *wt* Wurzelträgeranlage. Vergr. 440.

1) Treub, Récherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii, Leiden 1877, pag. 6.

als benachbarte, und sich als Initialen der neuen Scheitel bekunden (vgl. Fig. 6 u. 7 *s* u. s_1). Die Stelle des erloschenen Scheitelwachstums wird zu einem Sattel zwischen den neuen Vegetationspunkten mit einer für beide gemeinschaftlichen Rinde (Fig. 7 u. 8). Derjenige Zweig, welcher die Hauptachse fortführt, erscheint als der geringere und nimmt eine von der bisherigen am wenigsten abweichende Richtung an (*s* in den Fig. 5—8), während die zum aufrechten wedelartigen Sproßsystem bestimmte Auszweigung (s_1 in den Fig. 5—8) die stärkere und im Wachstum bevorzugte ist, die schon früh den schwächeren

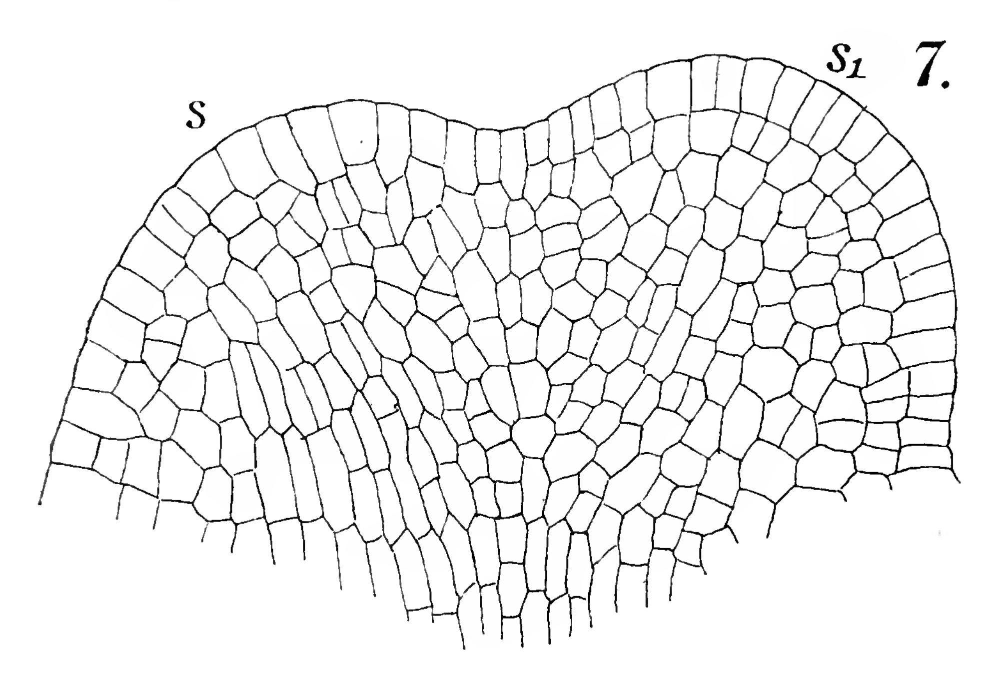
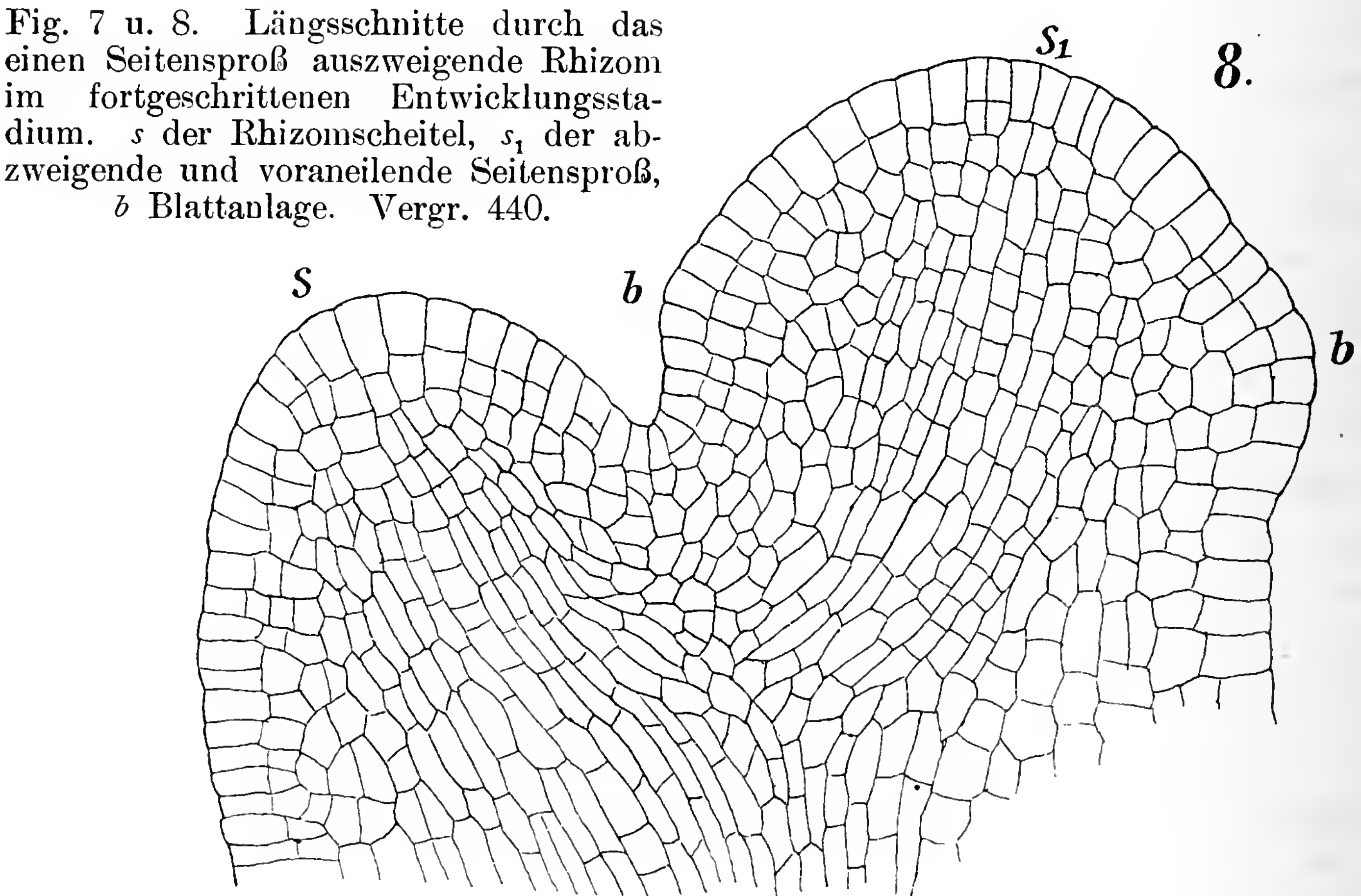


Fig. 7 u. 8. Längsschnitte durch das einen Seitensproß auszweigende Rhizom im fortgeschrittenen Entwicklungsstadium. *s* der Rhizomscheitel, s_1 der abzweigende und voraneilende Seitensproß, *b* Blattanlage. Vergr. 440.



Rhizomast überholt (Fig. 7), auch zuerst beblättert wird (*b* in Fig. 8), sich dann aus der Verzweigungsebene aufrichtet und im aufrechten und unverzweigten Wachstum mit halbkugelförmiger Scheiteloberfläche den Wedelstiel aufbaut. Der im Rückstande bleibende Rhizomscheitel setzt die kriechende Hauptachse langsam wachsend fort, schreitet aber bald zu einer in gleicher Ebene und Form entstehenden weiteren Auszweigung,

welche an der der vorangegangenen entgegengesetzten Seite den geförderten Seitenast aufstreben läßt. Zuweilen folgen solche Auszweigungen einander so schnell, daß der Rhizomscheitel von den beiden fast aufgebraucht erscheint (Fig. 10).

Wie sind nun diese Verzweigungen des Rhizoms aufzufassen, die doch offenbar als echt dichotome eingeleitet werden? Das Einstellen der bisherigen Wachstumsrichtung und das Auflösen des bestehenden Scheitelwachstums, die Verbreiterung des Scheitels in der neuen zu gewinnenden Verzweigungsebene, die Erstrebung der divergenten Wachstumsrichtung im Meristem von innen her, für welche dann auch im gleichen Sinne zwei Gruppen äußerer Zellen als Initialen der beiden neuen Vegetationspunkte in Arbeit treten, das alles sind Betätigungen echter dichotomischer Verzweigung, welche hier aber nicht als Resultat zwei sich gleichmäßig fortentwickelnde Gabelzweige erzielt, sondern, auf das Nützlichkeitsprinzip abgestimmt, zwei ungleiche Äste, einen schwächeren Ast, der in der Richtung der Hauptachse das Rhizom fortsetzt, und einen kräftig geförderten Seitenast entspringen läßt.

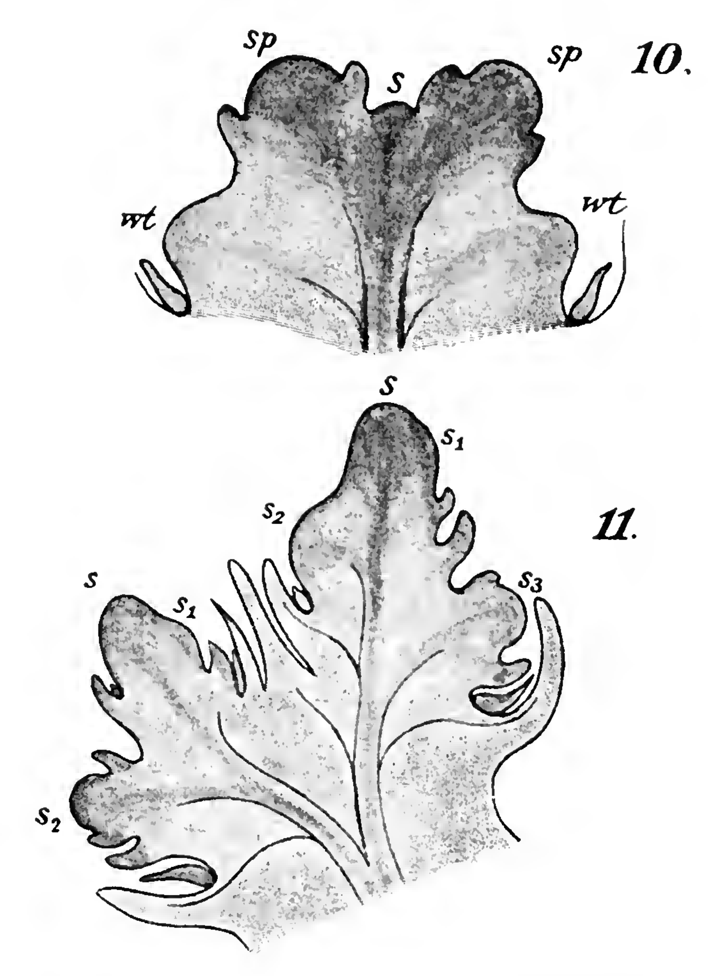


Fig. 10. Ein Beispiel einer Rhizomauszweigung. *s* der Rhizomscheitel, *sp* abzweigende Wedelsprosse, *wt* Wurzelträgeranlagen. Vergr. 52.

Fig. 11. Beispiel einer reichen Anlage von Auszweigungen eines Wedelsprosses. *s* der im Wachstum voraneilende Sproßzweig, s_1—s_3 seitliche Nebenzweige. Vergr. 52.

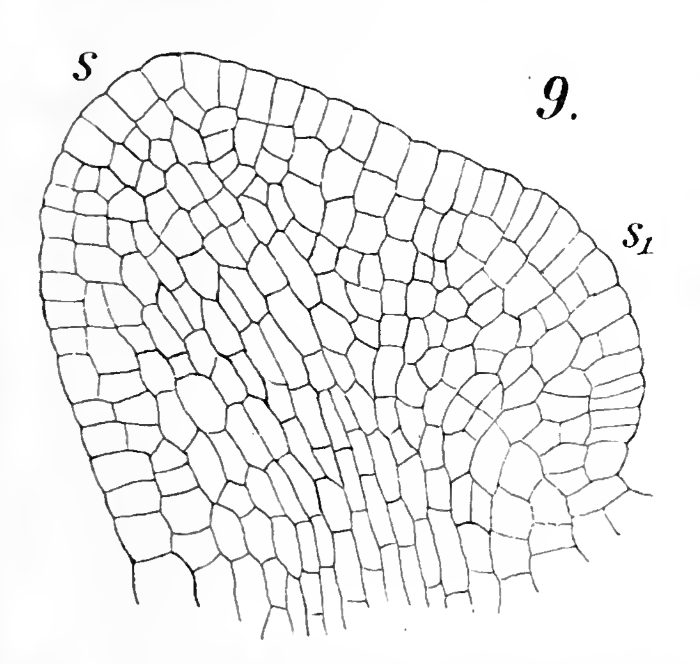


Fig. 9. Verzweigungsbeispiel eines Wedelzweiges. *s* der voraneilende Hauptzweig, s_1 ein Seitenzweig. Vergr. 440.

Die Verzweigung der Seitenachsen tritt uns in anderen Bildern als den am Rhizom kennen gelernten entgegen. Wenn diese starken, mit halbkugelförmigem Vegetationspunkt wachsenden Sprosse eine gewisse Höhe erreicht haben, gehen sie auf einmal zur Entwicklung der

fiederartigen dorsiventralen Spreite lebhafte, in derselben Ebene auftretende Verzweigungen ein. Diese folgen oft so schnell aufeinander, daß ein Längsschnitt durch eine Wedelspitze gleich eine Anzahl junger Auszweigungen aufdeckt (Fig. 11) und man zuweilen auf beiden Seiten des in einer Richtung fortstrebenden Hauptzweiges junge, noch unbeblätterte Sproßtuberanzen antrifft (Fig. 1 s, s_1 u. s_2). Das nähere Studium dieser Auszweigungen zeigt auch hier, daß denselben immer eine Auflösung des Scheitelwachstums und Umgestaltung des Mutterscheitels voraufgeht, daß auch zwei ungleichwertige, in divergenter Richtung fortwachsende Scheitelpunkte erzielt werden (Fig. 9), von welchen aber der die Hauptrichtung fortsetzende (im Gegensatz zur Rhizomverzweigung) der bevorzugte wird und im Wachstum voraneilt (s in Fig. 9), wogegen der schwächere zurückbleibt und wie ein seitlich entstandener Vegetationspunkt aussieht (s_1 in Fig. 9).

So sind denn diese Verzweigungen der gestielten wedelartigen Sproßsysteme, wie auch die des Rhizoms unserer Pflanze, solche mit dichotomer Anlage, aber von sympodialer Ausbildung, wie ich sie auch schon an Sel. spinulosa als modifizierte Dichotomie oder als falsche monopodiale Verzweigungen nachwies. Auch die von Sel. Martensii halte ich entgegen der Auffassung von Treub für solche.

Die ersten Wedel an unseren durch eine vegetative Vermehrung entstandenen jungen Pflänzchen sind zunächst noch schwach und erzeugen meist nur eine dreiästige Spreite; bei den weiteren fortwährend kräftiger entspringenden Wedeln werden auch ihre Spreiten größer und reicher verzweigt (Fig. 1).

3. Vom Bau der Sprosse.

Nach Dangeards unzulänglicher Beschreibung des Baues der Sprosse dieser Art veröffentlichte Harvey-Gibson seine eingehende Untersuchung darüber. Er fand einen auffallenden anatomischen Unterschied zwischen dem in der Erde kriechenden Rhizom und den aufrechten in der Luft wachsenden Stengeln, welcher so groß sei, daß diese verschiedenen Achsen derselben Pflanze ihrem Baue nach ganz verschiedene Arten darstellen könnten.

Das Rhizom zeigt nach Harvey-Gibson im Querschnitt ein zentrales Bündel, welches das Xylem in der Mitte hat und von den Phloemelementen, der Scheide und einer Lakuna umgeben ist. Dieses zentrale Bündel wird von einem vollständigen hohlen zylindrischen Bündel konzentrisch umschlossen. Letzteres besitzt einen deutlichen Xylemring mit vier äußeren Protoxylemsträngen, welcher von den Phloem- und Scheidenelementen von außen und innen konzentrisch eingerahmt

wird[1]). Für die Anlage der Bündel der vom Rhizom aus aufsteigenden Sprosse öffnet sich das zylindrisch hohle Bündel und wird hufeisenförmig. In einigen Fällen umschließt das hohle zylindrische Bündel an Stelle des erwähnten zentralen nur Parenchymzellen[2]) (die die letztere Angabe belegende Abbildung ist auch in „Englers natürliche Pflanzenfamilien: Pteridophyten" auf pag. 637 wiedergegeben).

In den starken, über den Boden tretenden unverzweigten Wedelstielen sind eine Anzahl einzelner Bündel (10 und mehr) vorhanden, welche im Querschnitt meist auf einer quadratischen Fläche in drei Reihen verteilt erscheinen und vielfach miteinander anastomosieren. Den vier Eckbündeln werden die Blattspurstränge angefügt. Von den verzweigten dorsiventralen Wedelteilen haben die letzten Zweige zwei außerhalb der Mitte längs den Blattdoppelzeilen verlaufende Bündel. Jedes nimmt die Blattstränge seiner Seite an seinem äußeren Rande auf[3]).

Soweit über die bisherigen Ergebnisse der Studien über die Bündel an unserer Art, wobei aber die Auffassung des Rhizombündels durch seine Entwicklungsgeschichte eine wesentliche Erweiterung erfahren muß. Zunächst gilt es hier zu verfolgen, wie der Bündelbau der dorsiventralen oberirdischen Zweige bei einer Überführung durch die vegetative Regeneration in unterirdisch kriechende, radiär gebaute Rhizome mit dem bemerkenswerten abweichenden Bau allmähliche Umgestaltung findet.

Der zur Rhizombildung auf feuchtem Erdreich angeregte dorsiventrale Zweig wird allmählich stärker, seine Blätter stellen sich in vier Zeilen radiär und erhalten breite sehr ausgefranste Spreiten. Die Rinde der Achse erscheint aufgetrieben, und nach einem Wachstum um etwa 3 oder 4 mm läßt das junge Rhizom schon seine ersten Auszweigungen auftreten. Bis zu dieser Stelle ist auch der Umbau des Zweigbündels in ein Rhizombündel fertig geworden.

Figur 12 stellt im Querschnitt einen dorsiventralen Zweig mit zwei Bündeln dar, von dem eine Umgestaltung zu einem Rhizom den Anfang zu nehmen hat. Wie nun die Querschnitte durch die jungen Rhizome zeigen, nähern sich die beiden Zweigbündel zunächst der Stengelmitte, dann tangieren sie mit ihren Scheiden und verschmelzen darauf zu einem Bündel mit elliptischem Querschnitt, welches von einer gemeinschaftlichen Bündelscheide und den Phloemelementen umschlossen wird, aber noch zwei seitliche Xylemgruppen besitzt, welche durch

1) Harvey-Gibson, a. a. O., Fig. 76 auf Taf. XI.

2) Ders., a. a. O., Fig. 93 auf Taf. XII.

3) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Farne usw., Bd. III von Hofmeister's Handbuch der physiol. Botanik, pag. 293.

Phloemelemente geschieden sind (Fig. 13). Dann treten im weiteren Fortschritt der Rhizomausbildung auch die beiden Xyleme aneinander, zunächst meist U-förmig und endlich ringförmig, und das ganze Bündel, das nunmehr auch kreisrunden Querschnitt erhalten, ist zu einem zylindrischen radiären Rhizombündel umgebaut (Fig. 14). Unter stetiger Zunahme seines Durchmessers und Vermehrung der Bündelelemente

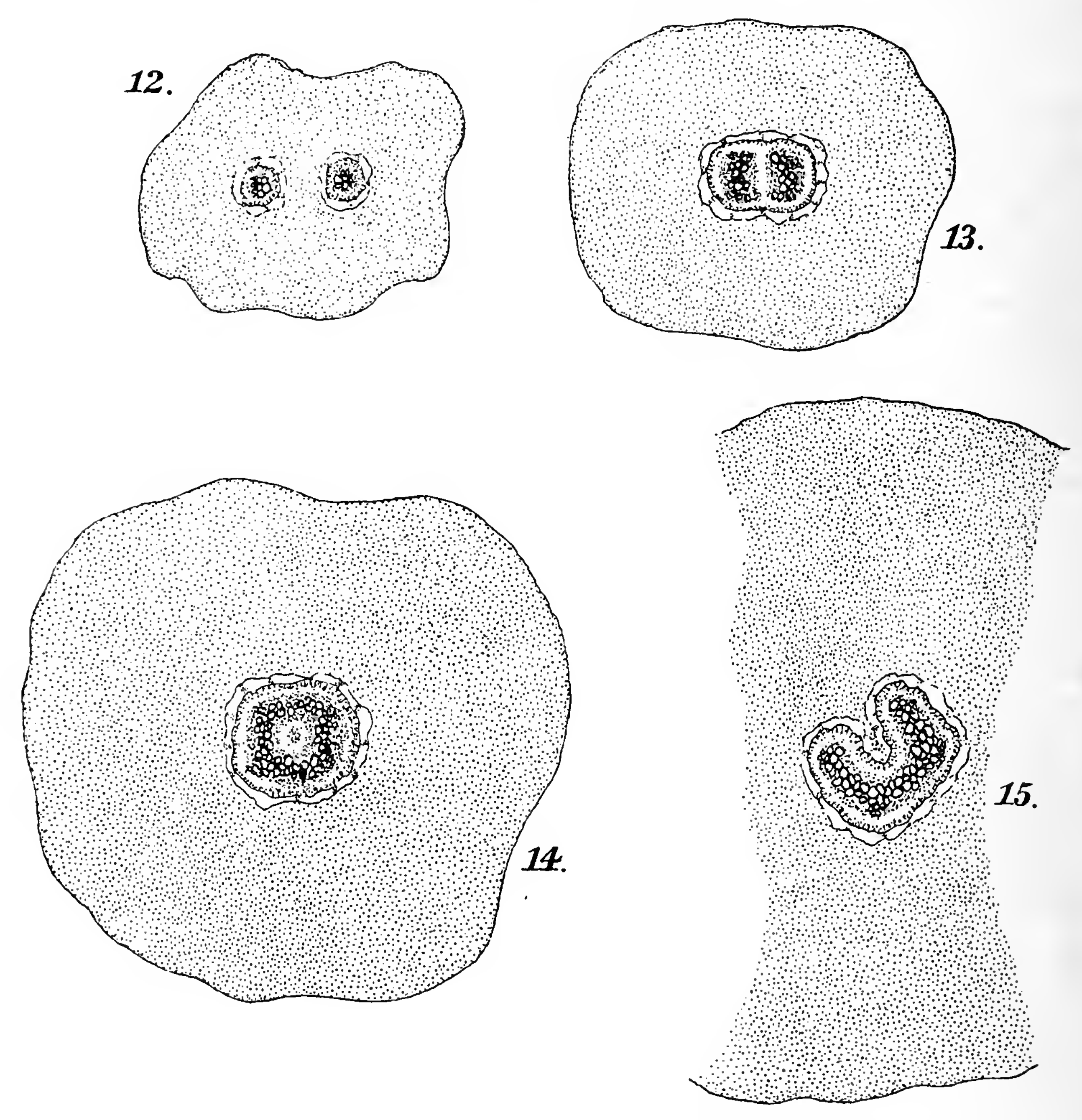


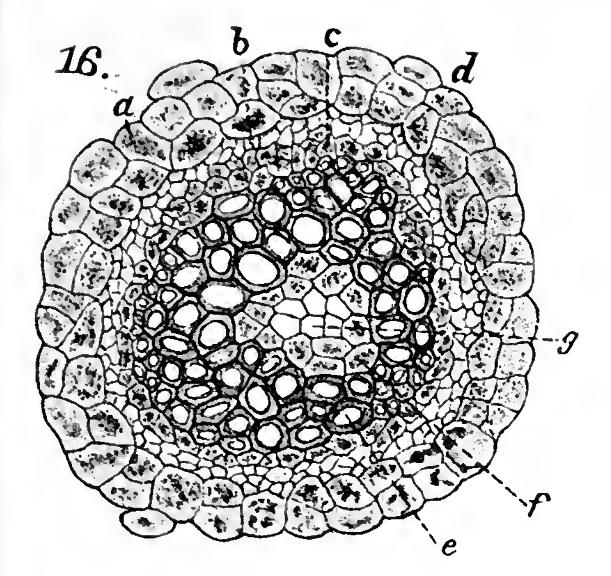
Fig. 12—15. Querschnitte von dem sich unter allmählicher Erstarkung aus einem Wedelzweig entwickelnden Rhizome. Vergr. 52. Die in Fig. 12 dargestellten Bündelelemente treten aneinander und werden dabei reicher an ihren Elementen (Fig. 13), wobei dann das Xylem zu einem Hohlzylinder bei konzentrischer Anordnung der anderen Bündelelemente wird (Fig. 14). Bei Abgabe einer Auszweigung öffnet sich das Bündel und erscheint im Querschnitte hufeisenförmig (Fig. 15). Der Durchmesser des Rhizoms wächst bei dieser Entwicklung auf das 3—4fache.

hat das Bündel an Stelle von zwei Protoxylemgruppen es auf vier gebracht (Fig. 17 u. 18 *d*).

Sehen wir uns die Struktur eines zuerst gewonnenen radiären Rhizombündels einfachster Form näher an (Fig. 16). Seine Mitte wird von einigen Siebröhren eingenommen, in dem Beispiel der Fig. 16 sind

es die mit *g* bezeichneten sechs Zellen, die konzentrisch umgeben werden von Phloemparenchym (*f*), dann dem Xylem (*e*) mit den peripherischen Gruppen seiner Erstlinge (*d*), weiter von Phloemparenchym (*c*), Phloem mit Erstlingen (*b*) und endlich von einer mehrschichtigen Bündelscheide (Perizykel) (*a*).

Das Bündel nimmt aber in fortschreitender Entwicklung, wie auch das ganze Rhizom, stetig im Durchmesser zu. Fig. 17 zeigt den Querschnitt einer Bündelform, welche zentral einige Parenchymzellen (in der Abbildung drei mit *h* bezeichnet), die konzentrisch vom Bast und den vorher aufgezählten Elementen umgeben sind. Diese Parenchymzellen stellen aber die ersten inneren Bündelscheidenzellen vor, welche zur Vervollkommnung des Bündels angebaut werden. Wollte man daran zweifeln, so lehrt es die weitere Ausbildung des Bündels, welche nach einer zentralen Vermehrung der parenchymatischen Scheidenzellen endlich auch auf die charakteristische Lakune in der Mitte führt und somit das Bündel zu einem hohlen oder Röhrenbündel ausgebaut hat (Fig. 18). Die Anordnung der Bündelelemente ist die der für Selaginellensprosse charakteristischen Band- oder Plattenbündel, bei welchen sich Phloem und Bündelscheide nebst Lakune symmetrisch zum Xylem anordnen, hier aber mit diesem konzentrisch zum Hohlbündel geschlossen sind.



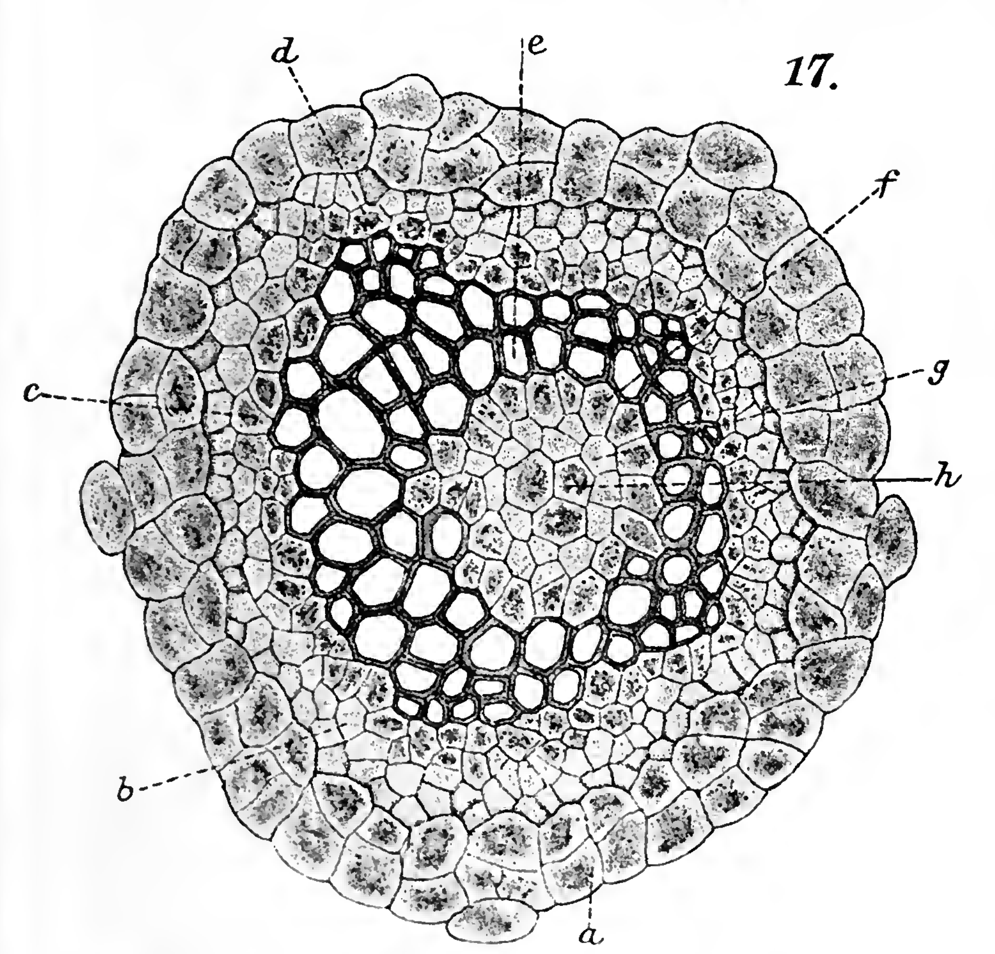


Fig. 16 u. 17. Bündelquerschnitte durch ein erstarkendes Rhizom in der Entwicklung bis zum ersten ringförmigen Bündel. *a* Bündelscheide, *b* Phloëm, *c* Phloëmparenchym, *d* Protoxylem, *e* Xylem, *f* Phloëmparenchym, *g* Phloëm, *h* Bündelscheide. Vergr. 225.

Es zeigen somit die Querschnitte der in fortschreitender Entwicklung befindlichen schwachen Rhizome auch eine Fortentwicklung ihres Bündels. Das zylindrische unvollendete Röhrenbündel legt fortgesetzt jedes neu hinzutretende Bündelelement zunächst zentral an und erweitert es dann bei dem Ansetzen des folgenden Elementes trichterförmig und so fort, so daß die einzelnen Elemente des Röhrenbündels in ihrer Entwicklung als ineinander geschobene Trichter angesehen werden können.

Solche Entwicklungsstufe des Rhizoms, die es bis auf die Vollendung des ersten trichterförmigen Röhrenbündels bei einer Zunahme von etwa 4 mm Länge brachte, hat dabei auch mehr als einen doppelten

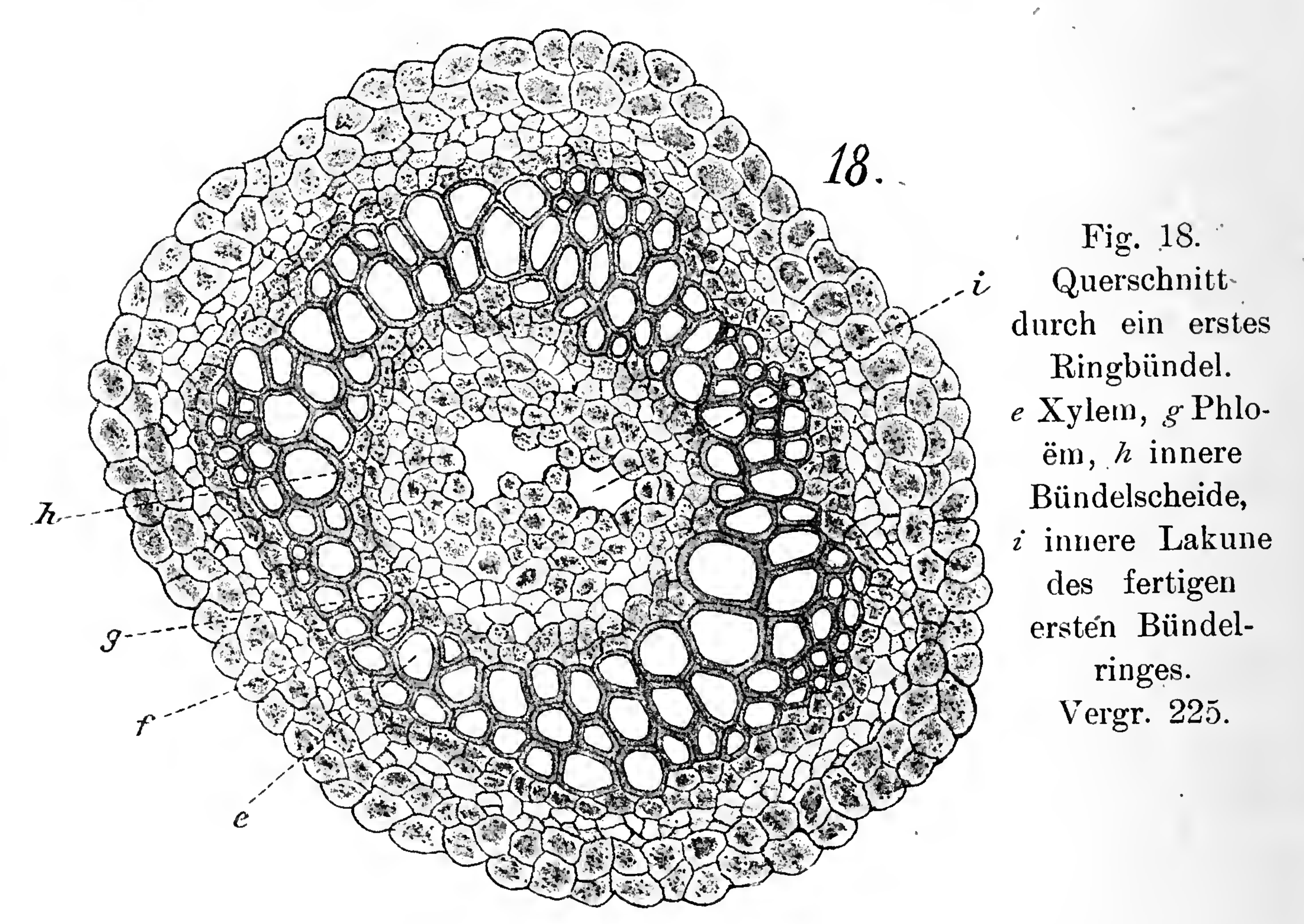
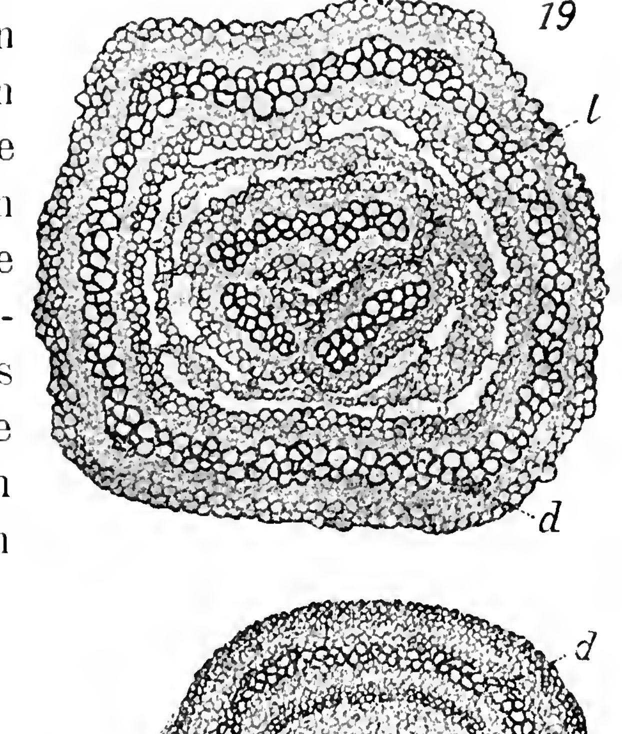


Fig. 18. Querschnitt durch ein erstes Ringbündel. *e* Xylem, *g* Phloëm, *h* innere Bündelscheide, *i* innere Lakune des fertigen ersten Bündelringes. Vergr. 225.

Durchmesser gewonnen (vgl. die Fig. 12, 14 u. 15), und nunmehr zweigt es seine ersten Wedel mit Wurzelträgern ab. Im Querschnitt gesehen zeigt sich das Bündelrohr seitlich vor den Auszweigungen des Rhizoms geöffnet, es erscheint hufeisenförmig mit Zwischenschiebung von Grundgewebe (Fig. 15). Der obere Bündelflügel vereinigt sich zuerst mit dem Bündel des nach abwärts gerichteten Wurzelträgers, worauf dann der untere Bündelflügel mit den Bündeln der aufrechten Achse zusammentritt. Solche Auszweigungen veranlassen in dem Bündelrohre seitliche, abwechselnd rechts und links eintretende Maschenbildungen, welche sich nach jeder seitlichen Auszweigung sogleich schließen.

Mit der weiter fortgesetzten, stetig zunehmenden Erstarkung des Rhizoms geht auch eine weitere Vervollkommnung des Bündelbaues

Hand in Hand und führt auf eine allmähliche Ausbildung eines zweiten, inneren, konzentrischen Röhrenbündels, welches in seiner vollendeten Form die Fig. 19 und 20 veranschaulichen sollen. Die beiden von Harvey-Gibson dargestellten und in der Einleitung hervorgehobenen Bündelformen des Rhizoms unserer Pflanze sind also keine feststehenden Formen, sondern nur Durchgangsphasen zu solchen Bündeln, und zwar würde Gibsons Fig. 93 auf Tafel XII die an unsere Fig. 18 anzuknüpfende erweiterte Form darstellen, bei welcher die Bündelmitte ein von einer Lakune umschlossenes Parenchym ausmacht. Dieses zentrale Parenchym leitet als Bündelscheide den Ausbau einer zweiten zentralen hohlen Stele ein. Bei weiterer Vervollständigung folgen darauf Phloem- und Xylemelemente zuerst in zentraler Anlage und dann in trichterförmiger Ausweitung, so daß also in dem fortwachsenden und im Durchmesser zunehmenden Rhizom auch bei der Vervollständigung des zweiten Röhrenbündels am Grunde jedes trichterförmigen Bündelelementes zentral die Anlage des folgenden beginnt. Der durch Harvey-Gibson in Fig. 76 auf Tafel XI dargebotene Bündelquerschnitt stellt eine Entwicklungsform mit einem halbfertigen inneren Bündel vor, bei der das Xylem



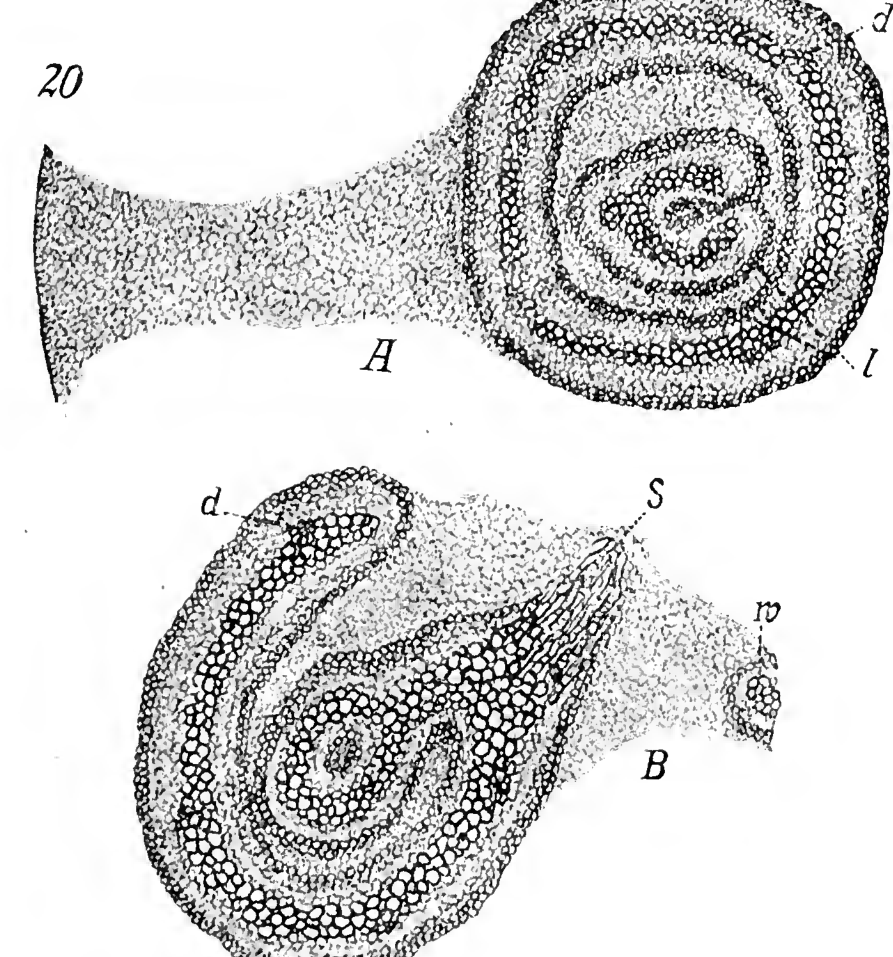


Fig. 19 u. 20. Querschnitte durch die Bündel älterer Rhizome mit zwei fertigen konzentrischen Bündelringen. Fig. 19 Bündelschnitt mit deutlich erkennbaren Lakunen (*l*). Fig. 20 *A* desgl. mit engen undeutlichen Lakunen (*l*). Fig. 20 *B* dasselbe Bündel bei einer Auszweigung, *s* Ansatzstelle der Wedelstränge, *w* Wurzelträgerbündel, welches vorher an dem freien Bündelhorne Anschluß hatte. *d* Protoxylem. Vergr. 52.

zunächst zentral, also neu eingestellt war, um darauf in der fortschreitenden Ausbildung den neu einzustellenden weiteren Zuwachs mit den vorherigen, im Querschnitt gesehen, ringförmig zu umschließen.

Besonders starke aus der Heimat dieser Pflanze stammende Rhizome konnte ich leider nicht zur Untersuchung erhalten. Der in Fig. 19 dargestellte Querschnitt entstammt dem Rhizom einer Pflanze aus eigener Kultur, in welchem die Lakunen der beiden konzentrischen Bündelröhren deutlicher zum Ausdruck gekommen sind, als bei dem Schnitte, welchen Fig. 20 zeigt und den ich einem Rhizom entnahm, welches mir gütigst von der Direktion des Königlichen botanischen Gartens zu Kew bei London abgegeben wurde. Die vollkommenste Bündelorganisation, die ich fand, stellen die angeführten beiden Querschnittsbilder in Form von zwei fertigen, konzentrischen Röhrenbündeln dar, die durch ein zwischengelagertes Grundgewebe getrennt sind (Fig. 19 u. 20).

In den Querschnitten des Rhizoms zwischen den aufrechten Auszweigungen zeigt sich der äußere Bündelring geschlossen rundlich, auch viereckig, und er nur führt, wie wir bereits wissen, an seinem äußeren Phloemring wenig hervortretendes Protophloem und an den vier äußeren Ecken des Xylems das Protoxylem. Der innere, zweite konzentrische Ring dagegen variiert gern in seinen Bildern. Sein Xylem erscheint oft durch Bastelemente, auch durch die Scheide und die Lakune getrennt (Fig. 19 u. 20).

Vor der Auszweigung des Rhizoms aber schließt sich der innere Bündelring, auch treten die Xyleme beider Ringe, ferner auch die übrigen Bündelelemente nach der Seite in Verbindung, nach welcher die Auszweigung stattfindet. Diese zeigt nun folgendes Bündelbild, welches wir für die rechte Seite in dem durch Figur 20*B* dargestellten Querschnitt fixierten. Der äußere Bündelring löst sich an dieser Seite durch Dazwischentreten von Grundgewebe auf und das ganze Bündel gewinnt die Form einer Sechs, an die am anfangs noch tiefer gedrückten oberen Bogen die schief abwärts laufende Bündelsäule des Wurzelträgers abgegeben wird. Darauf tritt dieser zurück, und in der Form, wie es die Fig. 20*B* zeigt, wird an dem unteren Bogen des äußeren Bündels bei seinem Zusammenschluß mit dem inneren Bündelring das Bündel des aufrechten Wedels angeschlossen (Fig. 20*Bs*, so das Wurzelträgerbündel, welches kurz vorher dem mit *d* bezeichneten Bündelbogen entsprang). Nach solcher Auszweigung schließt sich das Bündel wieder, um bei der Auszweigung an der linken Seite das Spiegelbild der rechten darzubieten.

Wenn sich das Rhizom gabelt oder sein Wachstum gestört wird, so daß sein Bau schwächer als vorher einsetzt, greift auch der Bündelbau auf eine niedere Form zurück, um sich dann in der allmählich erstarkenden Achse nach der bekannten und bestimmten Folge auf höhere Formen auszubilden.

Der zusammengesetzte Bündelbau ist, wie gezeigt wurde, im Laufe einer fortschreitenden Entwicklung in gesetzmäßiger Vervollkommnung aus dem einfachen Bau eines durch die Regeneration gewonnenen jungen Rhizoms hervorgegangen. Das Bündel in dem Hypokotyl der Keimpflanze dieser Art, welches wohl mit dem von anderen bekannten Arten übereinstimmen dürfte[1], fasse ich als das ursprüngliche, das Grund- oder Urbündel (als Protostele) aller Bündelarten der Selaginellen auf, von welchem durch Umgestaltung alle vorkommenden abgeleitet sind. Tritt aus solchem monarchisch-zentroxylemischen Hypokotylbündel das Protoxylem für die Aufnahme der Blattbündel in geteilten Strängen an die Peripherie des Xylems, so können dann in fortschreitender Ausbildung des Rhizombündelsystems zunächst die Bastelemente und darauf die folgenden Bündelteile zentral angesetzt werden und in trichterförmiger Erweiterung für weitere Anlagen Raum geben und in Form von Röhrenbündeln Vervollständigung finden.

Der Rindenkörper des Rhizoms vergrößert bei der fortschreitenden Ausbildung seinen Durchmesser stetig, was auch ein Vergleich der in gleicher Vergrößerung dargestellten Querschnitte bei den Fig. 12—15 und 20 *A* erkennen läßt. Die das Bündel zunächst umschließende Scheide ist bei dünnen Rhizomen einschichtig und bei stärkeren mehrschichtig. Die Zellwände der Scheiden sind nach der Lakune hin kutikularisiert.

Lakunen sind zwar stets vorhanden, doch oft sehr eng und schlecht erkennbar (Fig. 20 *l*) und führen dann kurze kutikularisierte Lakunarzellen. Sind die Lakunen aber weiter (Fig. 19 *l*), so haben ihre Zellen die gestreckte, mit den Verdickungsringen versehene Form.

Das ganze Rinden- oder Grundgewebe, auch solches, welches zwischen den konzentrischen Bündeln vorkommt, besteht aus gleichmäßig verdickten Zellen, die interzellularfrei sind und nur in den inneren Rindenteilen vereinzelte kleine Interzellularräume erkennen lassen, nach der Lakune hin sind ihre Außenwände kutikularisiert. Auch die Bündel von Blättern und Wurzelträgern, welche die Rinde

---

1) Über den Bau der Hypokotyle einiger Selaginellen siehe Bruchmann, Untersuchungen usw., pag. 6 und Anm. 1.

durchziehen, werden in ihr mit Lakunen umschlossen. Eine eigentliche Hypodermis fehlt dem Rhizom, seine Epidermis ist kleinzelliger als die der Rinde, und ihre Außenwände sind in geringer Dicke kutikularisiert.

Die Blätter des Rhizoms sind gleichgestaltete, chlorophyllfreie, dichtgestellte, mit breiter Basis angeheftete Niederblätter und oft durch die starken abgezweigten Sprosse und Wurzelträger aus ihrer dekussierten Stellung gedrängt. Sie umhüllen schützend den Scheitel des Rhizoms bei seinem Vordringen in den Boden und erhalten dann weiter rückwärts eine ausgebreitete Form mit starkgelapptem, tiefgeschlitztem und ausgefranstem Rande (Fig. 2). Ihr Bau ist sehr einfach und unterscheidet sich wesentlich von dem der oberirdischen Blätter dieser Pflanze. Die äußeren gelappten Randpartien sind im breiten Teile ein-, dann weiter nach der Mitte zu zweischichtig, darauf folgen drei bis fünf und wenig mehr Zellenlagen an der unteren Blattmitte, welches Mesophyll auf beiden Blattseiten einförmige und angeschlossene Zellen hat. Das Bündel, welches nur den unteren Teil der Blattfläche durchzieht, schwachen Formen auch ganz fehlt, ist sehr einfach und besteht oft nur aus einer engen Spiraltracheide, welche von wenigen engen Phloemelementen umgeben ist. Rudimentäre Spaltöffnungen sind auf der Aligularseite der unteren Blattmitte vorhanden. Die Zellen dieser Blätter sind mit dünnem, wässerigem Inhalte versehen, während ihre Ligula dichten schleimigen Inhalt aufweist. Vielleicht haben diese Niederblätter außer dem Schutze der unterirdischen Knospen des Rhizoms auch dazu zu dienen, Feuchtigkeit aufzunehmen und die Pflanzen damit zu versorgen. Auch an den unterirdischen Teilen der aufrechten Sprosse werden zunächst Niederblätter gebildet, darauf Übergangsformen zu den eigentlichen Lichtblättern.

Die aufrechten über den Boden tretenden Sprosse unserer Pflanze sind schon des öfteren eingehend untersucht worden, so von Dangeard, de Bary und namentlich von Harvey-Gibson, weshalb ich nur wenig zu dem bereits Bekannten hinzuzufügen brauche.

Das charakteristische Merkmal des unverzweigten Wedelteiles, das ihn vom Rhizom unterscheidet, ist, wie schon hervorgehoben wurde, die Führung einer Anzahl parallel verlaufender einzelner Bündel. Die bei einer vegetativen Verjüngung aus dem neugebildeten Rhizom zuerst abgezweigten ersten und einfachsten Wedel (man vgl. Fig. 1) zeigen in Querschnitten durch den ganzen Stiel ein zusammen verlaufendes Doppelbündel mit vier Protoxylemgruppen. Mehrfach löst sich dasselbe auch in zwei Einzelbündel mit je zwei Protoxylemgruppen auf. Die

dorsiventralen Wedelzweige schon der ersten Wedel führen zwei an den Blattdoppelzeilen verlaufende Bündel mit je einer Protoxylemgruppe. Bei den weiteren, allmählich stärker werdenden Wedeln bringen es ihre Stiele bald auf vier gesonderte Bündel, welche, im Querschnitte gesehen, wie die Ecken eines Quadrates gestellt erscheinen. Jedes Bündel führt eine Protoxylemgruppe. In solcher quadratischen Anordnung werden dann bei der weiteren Vervollkommnung der Wedel neue Bündel eingereiht.

Der Wedelstiel ist gefurcht. An die kutikularisierte Epidermis der oberirdischen Sprosse schließt sich auch bei den ersten Wedeln eine gleichfalls kutikularisierte äußere Rinde an. Die innere Rinde ist dünnwandiger und großlumiger. So sind denn die Wedel namentlich durch ihren Bündelbau und durch ihre Blätter von dem Rhizom unterschieden.

II. Die Wurzelträger und die Wurzeln.

Harvey-Gibson[1]), der in letzter Zeit der Wurzel der Selaginellen eine besondere Abhandlung gewidmet hat, will von einer Unterscheidung eines Wurzelträgers von der Wurzel nichts wissen, da solche Unterscheidung, seiner Ansicht nach, nicht durch ausreichende morphologische, anatomische oder entwicklungsgeschichtliche Beweise dargetan sei. Der sog. Wurzelträger sei nur ein in der Luft wachsender Teil der Wurzel. Aber schon Nägeli und Leitgeb[2]) bewiesen aus der Entwicklungsgeschichte und dem Bau dieser in Frage stehenden Organe ganz überzeugend, daß der Wurzelträger von der Wurzel unterschieden werden müsse und einen anderen morphologischen Wert als die Wurzel habe. Nur behaupteten sie irrtümlich, der Wurzelträger finde sich nicht bei allen Arten der Selaginellen vor, was ihnen auch ebenso falsch von einer Anzahl Autoren bestätigt wurde. Allein in meiner Monographie über Sel. spinulosa[3]) war ich zu der Ansicht gekommen, daß es zu dem allgemein gültigen Charakter der Gattung Selaginella gehört, „ihre Wurzeln nicht direkt, nicht unmittelbar dem Stamme entspringen zu lassen. Es entstehen vielmehr für deren Bildung am Stammgrunde sowohl wie an den Verzweigungswinkeln exogene Organe, in deren Enden die Wurzeln endogen entstehen. Solche Organe, die Stiele oder Träger der Wurzeln, können den Umständen entprechend klein oder groß, schwach oder

1) Harvey-Gibson, Part IV, The Root (Annals of Botany, Vol. XI, Nr. 41, March 1897).

2) Nägeli und Leitgeb, Beiträge zur wissenschaftl. Botanik, H. IV, 1867.

3) A. a. O., pag. 39.

stark, verzweigt oder unverzweigt vorkommen." Dennoch führt Harvey-Gibson[1]) ein direktes Entstehen von Wurzeln aus den Sprossen für eine Anzahl von Arten an, namentlich solche mit unterirdisch wachsenden Rhizomen. Bei zweien der von ihm angeführten Beispiele hebt aber Mager[2]) die Anwesenheit deutlich erkennbarer, mehrere Zentimeter langer Wurzelträger hervor. Auch für S. Lyallii, der Harvey-Gibson[1]) gleichfalls die Wurzelträger abspricht, habe ich die Anwesenheit dieser Organe schon früher angegeben[3]). Gerade diese letzte Art läßt unterirdische Wurzelträger gut erkennen, welche gewiß nicht als Formen von „Luftwurzeln" oder „Stützwurzeln" zu deuten sind; dies kann uns der Umstand lehren, daß sogar an im Boden wachsenden Sprossen Wurzelträger erzeugt werden, wo es einfacher wäre, die Wurzeln direkt aus Rhizomen zu bilden, da eine Verbindung derselben mit dem Boden nicht vermittelt zu werden braucht. Gemäß dem von ihren Vorfahren ererbten Triebe erzeugen die Selaginellen an den Auszweigungsstellen ihrer Sprosse, ob diese in, auf oder über dem Boden auftreten, in kreuzender Ebene zu den Auszweigungswinkeln Wurzelträger. Die Anlage zweier derartiger Träger an jeder Verzweigungsstelle der Sprosse scheint die ursprüngliche Form darzustellen, von welcher aber Übergänge bis zu dem gänzlichen Ausbleiben derselben vorkommen. Recht instruktive Beispiele hierfür bietet die Gruppe der aus kriechender und Ausläufer treibender Basis aufsteigende Wedel bildenden Selaginellen-Arten. So z. B. erzeugt bei Sel. umbrosa Lem. ein und dasselbe gestielte wedelartige Sproßsystem an den Auszweigungsstellen seines basalen Teiles außer einer schlummernden Knospe je zwei Wurzelträger, von welchen selten ein Träger rudimentär bleibt; dagegen kann in jedem Verzweigungswinkel der Fiedern seines oft über $^1/_4$ m hohen Wedels je eine deutlich erkennbare, nach abwärts gerichtete rudimentäre Anlage eines Wurzelträgers aufgefunden werden, welche durch das Auflegen solcher Wedelteile auf feuchten Boden zur Weiterbildung Anregung findet.

1. Entstehung und Wachstum der Wurzelträger.

S. Lyallii erzeugt nur an den Auszweigungen seines Rhizoms je einen Träger; die oberirdischen, fiederig verzweigten Sproßsysteme lassen an den Auszweigungswinkeln keine Rudimente davon erkennen.

---

1) A. a. O., pag. 454.

2) Mager, Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Marburg 1907, pag. 21.

3) A. a. O., pag. 39.

Mit jeder jungen Auszweigung des Rhizoms zugleich, seltener etwas später, findet in nächster Nähe des Winkelpunktes der Zweiganlage der Wurzelträger seine exogene Anlage. Eine prismatische Zelle der Sproßoberfläche des embryonalen Meristems wird hier zur Initiale. Sie zeichnet sich meist durch Größe und regere Teilung vor den benachbarten Zellen aus und nimmt die Mitte des durch die Tätigkeit des ganzen Meristems aus der Umgebung hervorgewölbten jungen Wurzelträgerscheitels ein (Fig. 6*wt* u. 21). Und schon bei dem ersten Auftreten dieser Anlage erhält sie durch eine prokambiale Zerlegung der Rinde unterhalb des Höckers und einer Streckung der Zellen in der Wachstumsrichtung einen Bündelanschluß an die Rhizommitte (Fig. 6 u. 21).

Das Scheitelwachstum dieser Anlage ist anfangs dem eines Sproßscheitels ganz ähnlich, tritt aber bald zurück, und die Anlage wird mehr durch eine interkalare Streckung ihrer Zellen hervorgetrieben. In der Ausbildung, welche Fig. 22 darstellt, hat das Scheitelwachstum bereits sein Ende erreicht, der Scheitel erleidet hierauf eine Umbildung, er verbreitert sich, und mit einer Reihe perikliner Teilungen im Scheitelinnern tritt zugleich eine kappenförmige Anordnung und Auftreibung seiner Zellen ein. Seine Meristemzone wird damit von dem Scheitelgipfel nach rückwärts verlegt und eine interkalare Meristemzone eingerichtet (Fig. 23). In dieser wird nun während des weiteren Wachstums nach und nach endogen die Anlage der Wurzel ausgeführt. Doch ehe wir hierauf näher eingehen, wollen wir vorher das Wurzelwachstum kennen lernen.

2. Das Scheitelwachstum der Wurzel.

Dem Vegetationspunkte der Wurzel fehlt die Scheitelzelle, was ich schon an anderer Stelle mitteilte[1]). Dieser Wurzelscheitel stellt, wie ein medianer Längsschnitt desselben zeigt (Fig. 26), einen für die Gattung Selaginella seltenen Wachstumstypus dar, wie ich ihn nur noch an Sel. Preissiana kennen lernte[2]), und welcher dem der Gattung Lycopodium nahe kommt.

Die einschichtige Epidermis der Wurzel überzieht als ein scharf abgegrenztes Dermatogen mit nur antiklinen Teilungen ihren Scheitel (*d* in Fig. 26) und grenzt den eigentlichen Wurzelkörper von seiner Haube ab. Letztere wächst durch ein eigenes Bildungsgewebe, die

1) Bruchmann, a. a. O., pag. 28, Anm.

2) Herr Prof. Goebel hatte mir das Spiritusmaterial von Selagin. Preissiana gütigst überlassen.

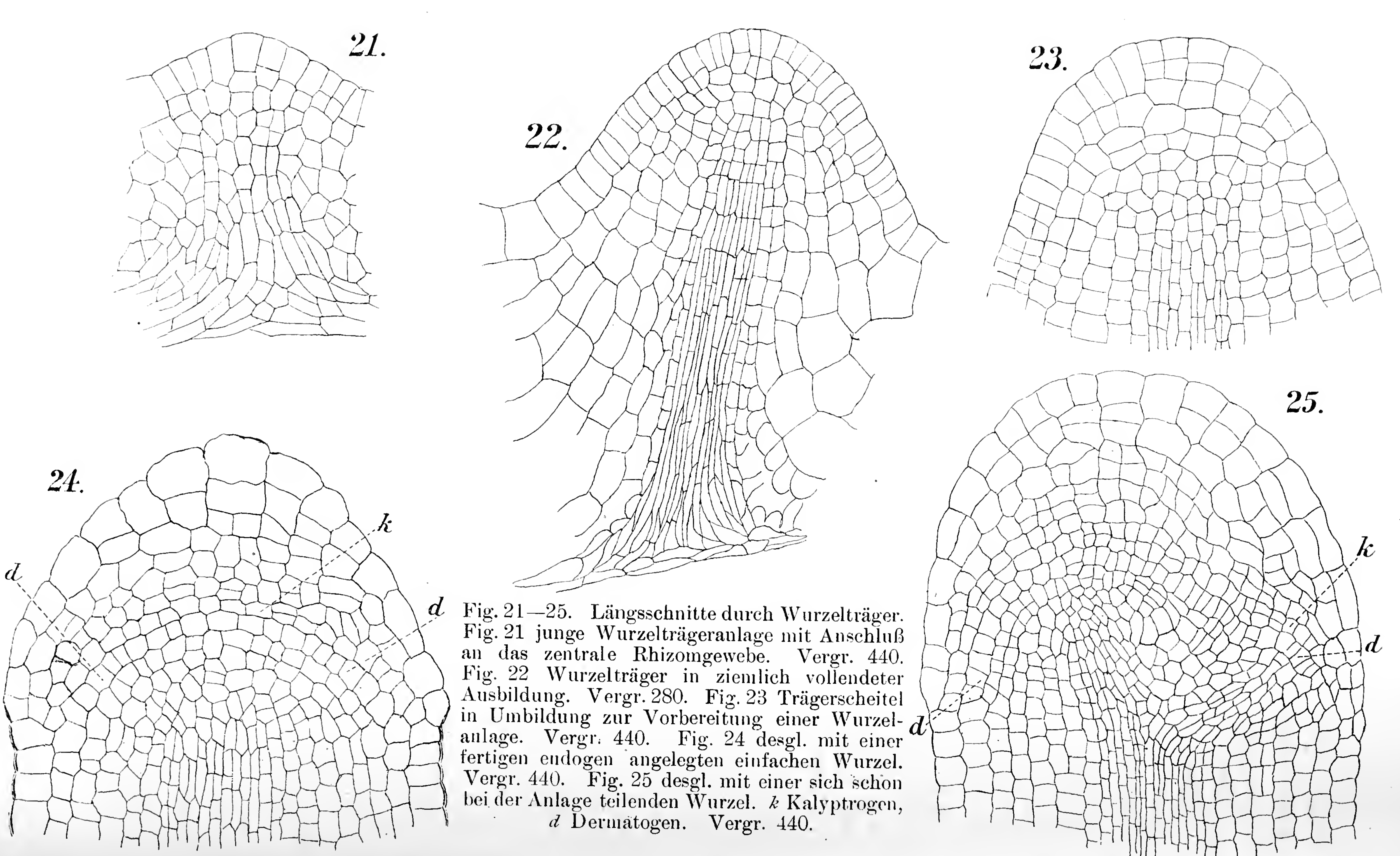


Fig. 21—25. Längsschnitte durch Wurzelträger. Fig. 21 junge Wurzelträgeranlage mit Anschluß an das zentrale Rhizomgewebe. Vergr. 440. Fig. 22 Wurzelträger in ziemlich vollendeter Ausbildung. Vergr. 280. Fig. 23 Trägerscheitel in Umbildung zur Vorbereitung einer Wurzelanlage. Vergr. 440. Fig. 24 desgl. mit einer fertigen endogen angelegten einfachen Wurzel. Vergr. 440. Fig. 25 desgl. mit einer sich schon bei der Anlage teilenden Wurzel. *k* Kalyptrogen, *d* Dermatogen. Vergr. 440.

Kalyptrogeninitialen (*k* in Fig. 26), welche zum eigentlichen Wurzelkörper in keinerlei genetischer Beziehung stehen. Das Dermatogen ergänzt sich aus eigenen Initialen, wogegen das übrige Meristem der Wurzelspitze, Periblem (*pb*) und Plerom (*pl*) scheitelwärts gemeinschaftliche Initialen aufweisen (Fig. 26). Doch kann man am Wurzelscheitel die innere, dem Dermatogen anliegende Schicht manchmal als eine ungeteilte Mantelschicht erkennen, welche scheitelwärts nur antiklin segmentiert und erst seitwärts perikline Teilungen eingeht, wie es z. B. die Figur 28 zeigt. Es führen also die äußeren Periblemschichten scheitelwärts zuweilen auf eine einzige ungeteilte Mantelschicht. Doch zeigen dann wieder andere Fälle, daß aus der in Frage stehenden Schicht auch Zellen durch perikline Teilungen an das Scheitelinnere abgegeben werden (Fig. 26). Somit wachsen Plerom und Periblem aus gemeinsamen Initialen, welche für die äußeren

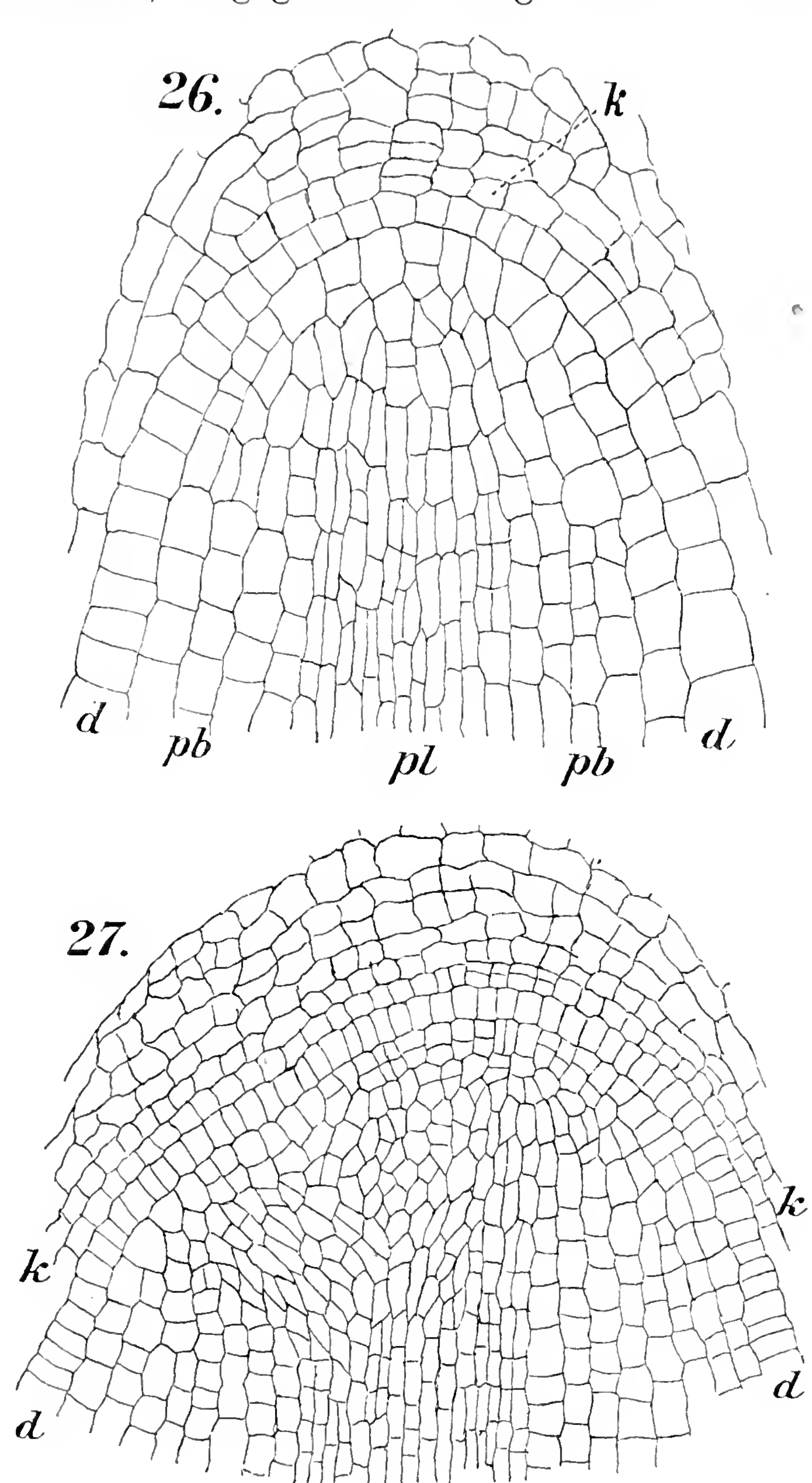


Fig. 26 u. 27. Längsschnitte durch Wurzelspitzen, durch eine einfache (Fig. 26, Vergr. 440) und durch eine sich verzweigende Wurzel (Fig. 27, Vergr. 280). *k* Kalyptrogen, *d* Dermatogen, *pb* Periblem und *pl* Plerom.

Periblemreihen zeitweise eine Abgrenzung erkennen lassen. Es gleicht dieser eigenartige Wurzeltypus von Selaginella beinahe dem einer Lycopodium-Wurzel, welche sich nur durch eine weitere auf das Scheitelinnere geführte Abgrenzung des Pleroms vom Periblem unterscheidet.

Die Wurzeln der S. spinulosa, welche auch ihre Haube unabhängig vom Wurzelkörper aufbauen, besitzen für letzteren nur eine Initialgruppe, somit stellen die Wurzeln von S. Lyallii mit ihren drei Initialgruppen eine Übergangsform von dieser zu denen der Lycopodien mit ihren vier Initialgruppen dar.

3. Die Verzweigung der Wurzeln.

Das aus einem Wurzelträger entsprungene Wurzelsystem stellt eine stärkere Hauptwurzel dar, welche vorausstrebend das Erdreich

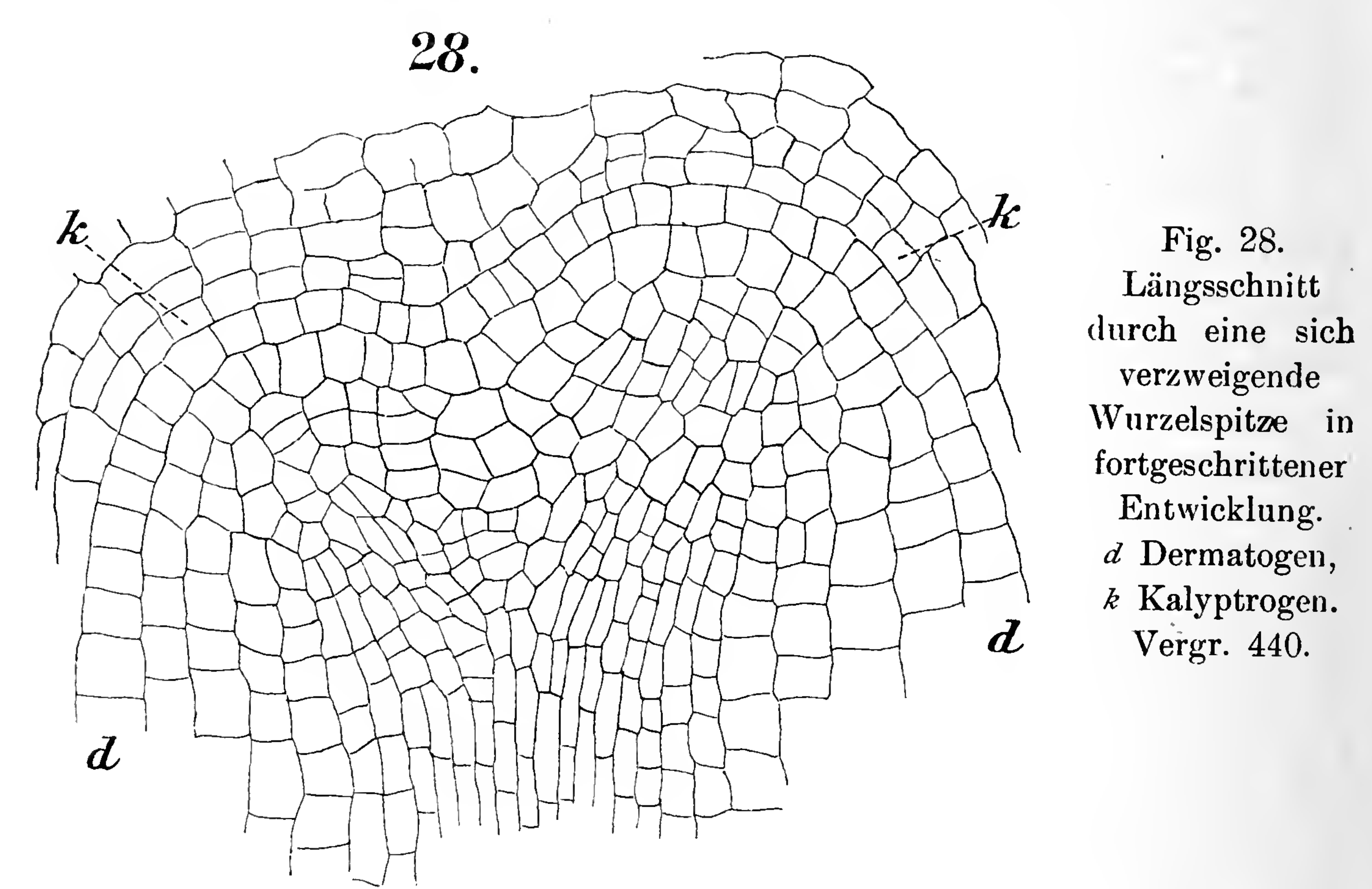


Fig. 28. Längsschnitt durch eine sich verzweigende Wurzelspitze in fortgeschrittener Entwicklung. *d* Dermatogen, *k* Kalyptrogen. Vergr. 440.

durchdringt und seitlich schwächere sich weiter verzweigende Nebenwurzeln abgibt (Fig. 1). Auch das Verzweigungssystem der Wurzel erscheint also in fertiger Entwicklung monopodial zu sein, doch wird es ebenso, wie das der Sprosse, als pseudomonopodial aufzufassen sein. Die Verzweigung findet nur in der Wurzelspitze statt und tritt, wenn auch mit einiger Unregelmäßigkeit, in sich kreuzenden Ebenen auf. Bei näherem Eingehen auf die beiden Abbildungen medianer Längsschnitte durch junge Verzweigungen zeigt sich eine sehr ungleiche Anlage derselben (Fig. 27 u. 28). In beiden Fällen läßt sich erkennen, daß diese Neugestaltung des Wurzelscheitels zuerst im Innern am deutlichsten ausgeprägt ist. In dem Falle, welchen Fig. 27 darstellt, erscheint es fast, als wenn rechts der Hauptscheitel unverändert fortwachse und an der linken Seite nahe der Spitze eine neue Wurzel seitlich angelegt werde. Allein eine solche monopodial ausgezweigte

neue Wurzel müßte ja mit neuen Meristemarten endogenen Ursprung finden, was aber nicht der Fall ist. Man kann bei solchen Auszweigungen erkennen, daß von dem achsilen Scheitelmeristem des Wurzelinnern immer ein, wenn auch geringer Teil, zur Seite abgeteilt wird und daß auch die übrigen Meristeme, nämlich das Dermatogen und das Kalyptrogen, von denen der Mutterwurzel abzuleiten sind. Dies findet den besten Ausdruck namentlich im Dermatogen, welches stets in ununterbrochener Folge auf beide neue Scheitel der Verzweigungen übergeführt wird. Man hat es hier mit einer gleichen Verzweigung zu tun, wie sie die Wurzeln der Lycopodien häufig zeigen, mit einer modifizierten Dichotomie in sehr ungleichmäßiger Anlage und Weiterentwicklung der neuen Triebe (Fig. 27 u. 28).

Eine Teilung des Wurzelscheitels in zwei gleichstarke Glieder findet hier auch bei den Nebenwurzeln nicht statt. Aber Sel. spinulosa bietet solch Beispiel dar, bei welchem der Wurzelscheitel auch bei einem Wachstum mit gesonderten Initialen Dichotomie aufweist[1]).

4. Die Anlage der Wurzeln.

Die Wurzeln entspringen hier, wie bei anderen Arten, endogen in dem interkalaren Meristem der Wurzelträgerspitze. Sie werden gleichsam der Trägerspitze aufgepfropft und erscheinen als eine in derselben Richtung weitergeführte Fortsetzung der Muskelträger. So ist es bei der Gattung Selaginella Regel. Allein, daß ein Wurzelträger unter Umständen auch die Wurzeln seitlich hervortreten läßt, wurde experimentell dargetan[2]) und dürfte auch hier möglich sein.

Wenn das Scheitelwachstum des Wurzelträgers eingestellt wird und ein Wachstum durch ein interkalares Meristem aufkommt, gestaltet sich der Vegetationspunkt allmählich zu einer ersten Haube für die darauf scheitelrückwärts auszubildende Wurzelanlage um (Fig. 22 u. 23). Bei den mit einer Scheitelzelle wachsenden Wurzelarten ist ihre Anlage vollzogen, wenn in dem interkalaren Meristeme der Träger eine oder mehrere Scheitelzellen hervortreten. Hier aber ist eine Wurzelanlage nicht so einfach, da für den neuen Wurzelscheitel ein gesondertes Scheitelmeristem aufzubauen nötig wird. Die Wurzel kann als fertig angelegt gelten, wenn die einzellige Dermatogenreihe differenziert ist (Fig. 24 u. 25 *d*). In dem embryonalen interkalaren Meristem der Wurzelträger tritt nach und nach eine aus größeren Zellen bestehende einzellige Schicht hervor, die in der Scheitelkuppe über der Längsachse

1) A. a. O., pag. 28.

2) Flora, Ergänzungsband 1905, Heft 1, pag. 160 und 205.

zu einem Kugelgewölbe, im Längsschnitte gesehen aber zu einem Bogen angeordnet ist und sich von dem gemeinsamen Triebe beseelt zeigt, an Stelle der unregelmäßigen Teilungen nur einheitliche antikline einzugehen (Fig. 24 *d*). Diese Differenzierung des Dermatogenmeristems der Wurzelanlage hebt meistens ringsum von den Seiten her an und führt, sich zusammenschließend. scheitelwärts fort allmählich auf eine abgerundete Scheitelform. Seitlich wird diese Dermatogenschicht, also die spätere Epidermis der Wurzel, stets auf die Rinde des Wurzelträgers und nicht auf die Epidermis desselben gestellt (Fig. 24 *d*), und mit ihrer Differenzierung ist zugleich die der anderen Wurzelscheitelmeristeme eingetreten, nämlich des Kalyptrogens (*k*) über der dermatogenen Wölbung und des Meristems für die inneren Histogene unterhalb derselben.

Eine so klare und einfache Wurzelanlage mit nur einer Wurzel, wie sie durch Fig. 24 dargestellt ist, wird nur in sehr dünnen Wurzelträgern gefunden. In stärkeren Trägern tritt zugleich die Anlage mehrerer Wurzelscheitel auf, wie dies ja auch bei den mit einer Scheitelzelle wachsenden der Fall ist. Aber solche werden hier nie gleich stark hervorgebracht, sondern, wie bei einer Wurzelverzweigung, differenzieren sich neben einer Hauptwurzel zugleich seitlich eine oder auch zwei geringere Nebenwurzeln (Fig. 25). Treten zwei Nebenwurzeln zugleich auf, so werden sie nicht in gleichen Ebenen angelegt. Die Differenzierung mehrerer Wurzelspitzen wird in dem interkalaren Meristem eines starken Trägers schon bemerkbar, bevor das Dermatogen für diese vollständig gesondert worden ist, und zeigt sich zuerst in einer Teilung und einer gesonderten Wachstumsrichtung des Pleroms. So zeigt Fig. 25 die Anlage zweier Wurzelscheitel, bei welchen einige Zellen des Dermatogens entgegen ihrer Bestimmung durch perikline Teilungen dem Kalyptrogen oder dem Periblem Zellsegmente zuführen (*d* in Fig. 25).

Mit der Differenzierung einer solchen mit gesonderten Initialen wachsenden Wurzel steht der Wurzelträger von S. Lyallii einzig da und stellt deswegen einen besonderen Trägertypus vor, während er sich weder durch seine Anlage, noch durch die Wachstumsweise oder die geringere Ausbildung von den Trägern einiger anderer Arten unterscheidet.

5. Vom Bau der Wurzelträger und der Wurzeln.

Nicht nur durch die Anlage und das Wachstum sind Wurzel und Wurzelträger unterscheidbar, sondern auch in ihrem Baue ist der Unterschied dieser Organe deutlich ausgeprägt. Schon die äußerliche Prüfung

eines aus der Verzweigungsstelle des Rhizoms entspringenden Wurzelsystems mit der Lupe läßt den basalen Teil desselben, also den Wurzelträger, welcher bis zur ersten Auszweigung reicht und kaum 1 cm Länge hat, durch die unterschiedliche Epidermis von der folgenden Wurzel auseinanderhalten. Auch tritt der Unterschied dieser beiden Organe äußerlich durch eine verschiedene Aufnahme von Farbstoffen, z. B. des Safranins, hervor. Bei den meisten anderen Selaginellaarten zeigen ja die Wurzelrhizoide den Anfang der den Trägern aufsitzenden Wurzeln deutlich an, allein die Wurzeln der S. Lyallii sind rhizoidlos.

Harvey-Gibson, der ja das Vorhandensein eines Wurzelträgers als besonderes Organ nicht zugibt, hebt hervor, daß S. Lyallii bei anormaler Struktur des Stengels doch normalen Wurzelbau besitze, und bildet in Figur 22 auf Tafel XXI den inneren, die Wurzel nicht charakterisierenden Teil eines Querschnittes ab. Neuerdings hat nun Mager [1]) bei seinem eingehenden Studium der Scheiden der Pteridophyten auch der Wurzel der Selaginellen besondere Aufmerksamkeit zugewandt, ihren Bau im primären, sekundären und tertiären Zustande beobachtet und sie von den Trägern abweichend gefunden. Er machte seine Studien an 20 verschiedenen Selaginellaarten. Da unter diesen sich unsere Art nicht befindet, bei der aber als ein besonders hervorzuhebender Fall auch der Träger, wie die Wurzel, ein ganz unterirdisches Dasein hat, so ist hier der Unterschied im Bau dieser Organe besonders hervorzuheben.

Nebeneinandergelegte Querschnitte von Wurzelträger und Wurzel geben auch hier einen offenkundigen Beweis für die Verschiedenheit des Baues dieser Organe. Epidermis und Rinde des Wurzelträgers stimmen, wie bei anderen Arten, mit den entsprechenden Geweben der Sprosse überein. Die Epidermis ist stark sklerenchymatisch, ebenso die ersten anschließenden Rindenschichten, welche dann nach innen in ein großlumigeres weniger verdicktes Parenchym übergehen. Die der Endodermis angrenzenden Rindenschichten sind wieder kleinlumig und verdickt. Die Endodermis aber und das monarche Leitbündel mit kollateraler Anordnung des Gefäßteiles gleichen den entsprechenden Elementen der Wurzel. Für diese Endodermis sind Parallelen zu der der Sprosse noch nicht klargelegt, aber die Bündel gestatten Vergleiche mit dem Bündel in den Hypokotylen von Keimpflanzen, aus deren monarchem radiärem Bündel die kollaterale Form leicht abgeleitet werden

1) Mager, Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Marburg 1907.

kann. Auch führen ja einige Wurzelträger, z. B. die von der S. Kraussiana und Poulteri, mit den Hypokotylen übereinstimmende Bündel[1]).

Auch die Wurzel ist, wie bei anderen Arten, namentlich durch ihre beiden äußeren Zellschichten, Epidermis und Hypodermis, von dem Träger abweichend charakterisiert, und diese beiden Schichten knüpfen, an der Basis der Wurzel gleich scharf differenziert, so an die Rinde des Trägers an, daß dessen äußere Schichten frei bleiben und Zeugnis für die endogene Entstehung der Wurzel in ihm ablegen. Die Wände beider peripherischer Zelllagen der Wurzel erscheinen, wie auch die der Endodermis, infolge ihrer eigentümlichen Lichtbrechung schwarz. Sie sind, wie Mager durch eingehende Prüfung festgestellt hat, nicht verkorkt, sondern verholzt.

Die Epidermis ist meist kleinzelliger als die Hypodermis und überzieht, wie nur bei dieser Art bekannt, als ein scharf differenziertes Dermatogen die Scheitelkuppe[2]).

Auch die Hypodermis tritt als eine gut ausgebildete Sonderschicht auf, welche, im Querschnitt gesehen, einen geschlossenen Zellenkranz von verhältnismäßig großlumigen Zellen darstellt. Eine sekundäre Verdickung, wie an der auch rhizoidlosen Wurzel von S. spinulosa, die ich beschrieben und abgebildet habe, bemerkte ich nicht. Auch diese Schicht wird scheitelwärts frühzeitig differenziert und läßt sich bei dünnen Wurzeln als aus erster perikliner Spaltung der dem Dermatogen angrenzenden Meristemschicht hervorgegangen nachweisen. An die Hypodermis anschließend folgen einige Schichten engerer, mäßig verdickter Rindenzellen, welche in dünnwandige und weitlumige übergehen und dann mit einzelnen verdickten Schichten an die Endodermis angrenzen. Endodermis und Bündelscheide, sowie das Bündel selbst bieten keine Abweichungen dar. Die Endodermis enthält nicht die sekundären Verdickungen, welche ich bei der rhizoidlosen Wurzel von S. spinulosa fand. Mager[3]), der diese Wurzel eingehend untersucht hat, erwähnt nicht des endophytischen Pilzes, welcher deutlich in jeder Wurzel zu bemerken ist und wesentliche sekundäre Umgestaltungen in ihr hervorruft. Wenn man vielleicht bei dieser Wurzel zu der Annahme gelangte, daß die Gegenwart des Endophyten das Fehlen der Rhizoide

1) Harvey-Gibson führt auch noch Selagin. delicatissima mit zentroxylischen Bündeln in den Wurzelträgern an, was ich aber nicht bestätigen kann. Genannte Art besitzt in ihren Trägern die gewöhnliche Bündelform.

2) Selag. Preissiana besitzt, wie eine neuere Untersuchung ergab, das gleiche Wurzelwachstum.

3) Mager, a. a. O., pag. 27.

veranlasse, so besitzen wir doch an S. Lyallii eine rhizoidlose Wurzel, ohne daß sie zugleich Pilzwurzel ist. Doch will ich noch bemerken, daß ich nur in Gewächshäusern kultivierte Pflanzen untersuchte. Sel. Preissiana, von welcher ich ihrem Standort entstammendes Alkoholmaterial untersuchte, besitzt rhizoidlose Pilzwurzeln mit dem gleichen Scheitelwachstum, wie wir es an den Wurzeln von Sel. Lyallii kennen gelernt haben.

Hauptergebnisse.

Wie aus der vorstehenden Darstellung folgt, hat die Selaginella Lyallii Spring inmitten der artenreichen Gattung in ihrem abweichenden Bau und in dem Wachstum der vegetativen Organe eine eigenartige Individualität erreicht, welche sich kurz im wesentlichen wie folgt charakterisieren läßt:

Den Vegetationspunkt der Sprosse nehmen Initialen ein, von deren Wachstumstätigkeit alle Gewebe des Scheitels abzuleiten sind. Dieses Scheitelwachstum stimmt mit dem der Sprosse von S. spinulosa und dem von Lycopodium überein.

Die Verzweigungen der Sprosse werden wie dichotomische durch Verbreiterung des Scheitels, Auflösung des Wachstums in der Scheitelmitte und Verlegung desselben auf zwei davon seitliche Stellen eingeleitet. Aber in der Ausführung wird sie durch die frühe Bevorzugung des einen der beiden Auszweigungsäste modifiziert und dadurch nachträglich zu einer monopodialen geprägt. Bei der Verzweigung des Rhizoms erscheint der die Hauptrichtung beibehaltende und das Rhizom fortsetzende Ast als der am wenigsten geförderte, ihn überholt der aufsteigende Wedelast schnell. Bei der Wedelverzweigung dagegen wird der die Hauptrichtung fortsetzende Ast mehr gefördert.

Das Bündel des Rhizoms besteht aus trichterförmig zusammengeschlossenen und ineinander geschobenen Bandbündelröhren, welche durch Grundgewebe getrennt sind. Bei den seitlichen Abzweigungen des Rhizoms bildet das äußere Bündelrohr Maschen. Querschnitte durch das Rhizom zeigen je nach dessen Stärke ein bis zwei (vielleicht auch mehr) konzentrische, durch Grundgewebe getrennte Bündelringe oder Durchgangsphasen zu solchen. Die Erstlingstracheiden treten an der Peripherie des äußeren Xylemringes auf.

Schwache Rhizome besitzen ein zentrales zylindrisches, noch unfertiges, also ursprüngliches oder zentroxylemisches Bündel. In der einfachsten Form ist ihr Xylem zentral von Phloem und Scheide umgeben. Es erweitert und vervollständigt sich in dem erstarkenden Rhizom bei stets zentraler Ansetzung der weiteren Bandbündelelemente und darauf

folgender trichterförmiger Erweiterung zu einem und mehreren konzentrischen Trichterröhrenbündeln.

Die aus den Rhizomen abgezweigten Wedel besitzen in ihrem Stiele eine Anzahl einzelner paralleler Bündel. Die Stiele ganz schwacher Wedel haben nur ein Doppelbündel oder zwei einzelne. Bei Zunahme der Stieldicke nimmt die Zahl der gesonderten, vielfach anastomosierenden Bündel zu und steigt auf 10 und mehr, welche, im Querschnitt gesehen, in drei eine zentrale quadratische Fläche besetzende Reihen angeordnet erscheinen.

Die einfachsten Wedelzweige enden mit einem Doppelbündel oder zwei parallel längs den Blattzeilen verlaufenden Bündeln, welche sich bei einer vegetativen Regeneration zunächst zu einem zentroxylemischen Rhizombündel umbauen.

Epidermis und Rinde haben bei allen Sprossen normalen Bau. Von den oberirdischen Blättern mit bekanntem hochdifferenziertem Bau unterscheiden sich sehr wesentlich die Niederblätter des Rhizoms mit ihrer sehr abweichenden und einfachen Struktur.

Die Wurzelträger werden nur an den Auszweigungen des Rhizoms hervorgebracht und bleiben kurz und einfach. Sie entstehen exogen aus prismatischen Initialen. Ihr kurzes meristematisches Scheitelwachstum wird sehr bald in ein interkalares übergeführt. Während der letzteren Wachstumsweise differenziert sich die Wurzel.

Die Wurzel zeigt in der Scheitelkuppe eine scharfe Gliederung ihres Bildungsgewebes in drei gesonderte Meristeme. Die Wurzelhaube wächst unabhängig vom Wurzelkörper durch ein Kalyptrogen. Den Wurzelkörper selbst überzieht ein scharf differenziertes Dermatogen, wogegen Periblem und Plerom in genetischem Zusammenhange stehen.

Die Verzweigung der Wurzel ist, wie die der Sprosse, modifiziert dichotomisch, wobei in der ungleichen Ausbildung der Wurzelzweige eine scheinbar monopodiale Gestaltung der Verzweigung hervortritt.

Die Wurzeln entspringen nur in den Wurzelträgern, wo sie endogene Entstehung finden. Besonders markiert sich bei ihrer Anlage die Differenzierung des Dermatogens im neuen Wurzelscheitel, für welches größere Zellen des interkalaren Meristems gewonnen und in Form eines Kugelgewölbes angeordnet werden und einheitliche Teilungsfähigkeit erhalten. Mit der Differenzierung des Dermatogens ist auch die der anderen Meristeme und somit die des Wurzelscheitels beendet.

Der Bau der Wurzeln und deren Träger ist normal. Der Hauptunterschied zwischen diesen Organen tritt in dem Bau ihrer Epidermis deutlich hervor. Epidermis und Hypodermis der Wurzel sind gut ausgebildet. Ein Endophyt wurde in der rhizoidlosen Wurzel nicht gefunden.

Streblonema longiseta n. sp.

Von **W. Arnoldi.**

(Aus der Morphologischen Abteilung des Botanischen Instituts der Universität Charkow.)

(Mit Tafel IV und V.)

Im Herbste des Jahres 1907 bemerkte ich auf den Zellen von Compsopogon[1]) kleine gelbe Flecken. welche sich als Thallome einer braunen Alge (Phaeophycee) erwiesen, die auf Grund der Diagnose Kjelmann's[2]) und der Beschreibung Reinhard's[3]) als Streblonema bestimmt wurde. Dieser Fund eines Vertreters der Familie Ectocarpaceae in süßem Wasser, nämlich in einer Bucht des Flusses N.-Donez (Südrußland, Gouvernement Charkow), bot ein gewisses Interesse, da braune Algen (Phaeophyceae) nur selten Bewohner des süßen Wassers sind, und weil zu den besser untersuchten Vertreter der Phaeophyceen nur Lithoderma und Pleurocladia gehören.

Oltmanns[4]) führt keine weiteren Formen an und erklärt Angaben über Vorkommen derselben in süßem Wasser für zweifelhaft. Migula[5]) führt in seinem letzten systematischen Werke bei der Aufzählung der Streblonema-Arten Streblonema fluviatile Porter an, welche auf den Thallomen von Cladophora, Chaetomorpha und den Blättern von Potamogeton und Zostera lebt. Sie ist im Breitling bei Rostock „in fast süßem Wasser" gefunden worden. In der dichotomischen Tabelle von Streblonema ist Streblonema fluviatile jedoch nicht angeführt. Ihre Beschreibung entspricht nicht der von mir gefundenen Alge.

Das Thallom der Streblonema des N.-Donez zeigte je nach der Jahreszeit einen verschiedenen Bau. Im Herbste befand es sich in den

---

1) Arnoldi, Über Composogon chalybaeus. Bulletin de la Société des Naturalistes. Charkow 1909.

2) Kjelmann, Phaeophyceae, Engl. — Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, 2 a b, pag. 187.

3) Reinhard, Algologische Untersuchungen. Odessa 1885. (Russisch.)

4) Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, 1904.

5) Migula, Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. V—VII, pag. 185 ff.

ersten Entwicklungsstadien. Das ganze Thallom bestand aus kurzen, reich verzweigten Fäden, welche sich über das Thallom von Compsopogon hinzogen, sich fest an dasselbe anlegend. Die äußeren Rindenzellen von Compsopogon haben eine dicke Zellhaut und sind ihre Oberflächen, da wo die Zellen aneinanderstoßen, ein wenig eingesenkt. Es bildet sich auf diese Weise eine Art von Rinnen. Diese Rinnen werden von den Streblonemafäden eingenommen. Am Thallom der Alge fallen vor allem die langen abstehenden Borsten auf, die für Streblonema charakteristisch sind. Bei der zu beschreibenden Art erreichen die Borsten eine äußerst große Länge im Verhältnis zur Größe der Zellen des Thalloms. Sie besitzen eine Länge von 500 μ und bestehen aus 20 oder mehr Zellen, deren Durchmesser um 8 μ schwankt und zur Spitze allmählich abnimmt. Die Größe der Borsten gab die Veranlassung zur Benennung der Alge als Streblonema longiseta. Auf Abb. 1 der Taf. IV ist der Habitus der Alge so wiedergegeben, wie er im Herbste des Jahres 1907 gefunden wurde. Das Thallom ist, wie aus der Abbildung ersichtlich, stark verzweigt, wobei die Richtung der Äste gewissermaßen durch die Lage der Zellwände der Rindenzellen von Compsopogon bestimmt wird. Die Äste nehmen die Vertiefungen zwischen den Zellen des Wirtes ein. Infolgedessen zeigt die Verzweigung keine Regelmäßigkeit. Der Wuchs des Zellfadens ist apikal, es können aber auch interkalar Zweige zur Ausbildung kommen. Die Zweige des Thalloms können miteinander verwachsen, wie dies seinerzeit von Reinhard für Streblonema candelabrum beschrieben worden ist. Kjelmann weist auf ein entgegengesetztes Verhalten der Verzweigung hin, indem er sagt: „die Zweige des primären Fadens unter sich frei". Ein ähnliches Verwachsen der Fäden ist augenscheinlich bei Epiphyten verbreitet. Ich konnte ein solches bei Stigeoclonium beobachten, deren Sohle ebenfalls das Thallom von Compsopogon umflocht. Im Herbste lagen die Fäden, wie gesagt, dem Substrate dicht an. Es erhoben sich davon nur die dicht stehenden Borsten. Nur vereinzelte gefärbte Fäden fingen an nach oben zu wachsen, dadurch die Anfänge der späteren senkrecht stehenden Teile des Thalloms bildend.

Schon Anfang Januar, besonders aber im Februar und März des Jahres 1908, war das Aussehen des Thalloms von Streblonema ein stark verändertes. Man konnte folgende zwei Teile unterscheiden: den unteren oder die Sohle, welcher dem Substrate — dem Thallom von Compsopogon dicht anlag und denselben umwuchs, und den oberen, welcher sich senkrecht von der Sohle erhob. Dieser senkrechte Teil bildete

einen Gürtel von bedeutender Breite, welcher die Fäden von Camposopogon wie ein Muff umgab. Um diese Zeit verfügte ich schon über reichliches Material, das sich in meinen Kulturen entwickelt hatte. Abbildung 2 der Taf. IV zeigt die Alge in diesem Zustande. Abbildung 3 derselben Tafel gewissermaßen ein Zwischenstadium zwischen Herbst- und Frühjahrsform des Organismus. Um die Fäden der Alge hat sich eine schleimige Hülle gebildet, an welcher kleine Partikelchen und Sandkörnchen kleben bleiben, die im Wasser suspendiert sind, in welchem die Alge lebt. Dadurch bekommt sie eine besondere graue Farbe; aus den grauen Röhren ragen die gelbbraun gefärbten Zellen hervor.

Die senkrechten Fäden wachsen energisch weiter, erreichen eine merkliche Länge und erheben sich hoch über das Thallom von Compsopogon. Anfangs verzweigen sich die senkrecht stehenden Fäden nicht, später aber beginnen sie sich zu verzweigen, wie dies in Abbildung 4 zu sehen ist. Um diese Zeit kann auf Streblonema longiseta die Diagnose Kjelmanns nicht mehr angewandt werden, oder richtiger derjenige Teil derselben, in welcher der Autor darauf hinweist, daß die sekundär entstehenden Zweige im Vergleich zu den horizontal kriechenden Fäden ganz zurücktreten.

Die Größe der Zellen in solchen Fäden beträgt 8—12 μ. Außerdem kann man häufig dem Substrate anliegende Fäden beobachten, welche Zellen von tonnenförmiger oder fast kugeliger Form besitzen. Der Durchmesser dieser Zellen schwankt zwischen 16—20 μ. Solche Fäden mit gewölbten Zellen können sowohl aus keimenden Zoosporen (Abb. 5), als auch aus jungen Thallomzellen entstehen (Abb. 6). Von diesen gewölbten Zellen gehen, wie von den gewöhnlichen, Borsten aus, entweder nur eine oder sogar zwei, wie dies auf Abb. 6 dargestellt ist.

Im Herbste hatte ich nur epiphytisch lebende Fäden von Streblonema beobachtet. Als ich im Frühjahre Schnitte durch das Thallom von Compsopogon machte, fand ich auch im Innern desselben, in den Räumen der Zentralzellen Fäden von Streblonema. Abbildung 7 gibt schematisch das charakteristische Bild der gegenseitigen Lagerungen der Zellen des Wirtes und seines Epiphyten. Die Fäden von Streblonema bahnen sich ihren Weg zwischen den Zellen der Rinde und dringen in die Zentralzelle ein, wo sie sich in vielfache Windungen legen. Irgendwelche Saugorgane oder ähnliche Bildungen finden sich an den Zellen von Streblonema nicht vor. Daher kann man sie nur als Epiphyt oder aber als Raumparasit bezeichnen.

Für die Struktur der Thalluszellen gilt folgendes. Die Zellhaut des Thalloms hat nicht immer die gleiche Struktur. Die Zellen der Borsten zeigen eine deutliche Zellstoffreaktion mit ClZnI, die Zellen des eigentlichen Thalloms aber geben nur schwierig die Färbung mit diesem Reagens, die Wände der Sporangien dagegen, besonders der von den Zoosporen befreiten, färben sich wieder sehr deutlich. Die Zellwände von Streblonema bestehen somit aus Zellulose, welcher mehr oder weniger andere Stoffe beigemengt sind. Der Protoplast der Zelle besteht aus Protoplasma mit seinen Organen — dem Chromatophor, dem Zellkern und den Reservestoffen. Die Chromatophoren sind von ausgesprochen goldig-gelber Farbe, welche der Farbe bei den anderen im Meere wachsenden Ectocarpaceae entspricht. Der Chromatophor besteht gewöhnlich aus einer Platte, welche aber nicht selten in mehrere zerfällt, besonders vor der Bildung der Zoosporen im Zoosporangium, wie dies aus den Abbildungen 9, 10, 12, 13 der Tafel IV und 15—22 der Tafel V zu ersehen ist. Als Reservestoff tritt Öl auf, in Form von Tröpfchen in den Thallomzellen. Die Protoplasten führen einen Kern. Die Kerne sind für gewöhnlich sehr klein, von der Größe von 2—4 μ, und färben sich nur schwierig mit Hämatoxylin und Hämalaun. Größer und leichter färbbar sind die Zellkerne der unteren Zellen der Borsten, wo die Bildung neuer Zellen stattfindet (siehe Abb. 8), und der Sporangienzellen, besonders zur Zeit der Sporenbildung (Abb. 20—22).

Die Borsten, welche sich auf den verschiedenen Stellen des Thalloms entwickeln können, bilden ein sehr charakteristisches Organ der Streblonema. Ihre Größe wurde schon besprochen. Sie erheben sich sowohl von den horizontal liegenden (Abb. 9) als auch den vertikal stehenden Fäden (Abb. 2). Sie bilden sich zu Beginn der Sporenkeimung (Abb. 28, Taf. V) oder auf ersten Zellen des aus der Spore entstehenden Zellfadens (Abb. 31, 33, Taf. V). Ihre Lage ist ebenfalls eine sehr mannigfaltige. Bald stellen sie ein Seitenorgan des Fadens (Abb. 2, 4, Taf. IV) vor, bald schließen sie die Spitze des Thalloms ab (Abb. 11, Taf. IV). Die tritt zuerst als kleine Erhöhung auf der gefärbten Zelle auf und wächst darauf schnell in die Länge. Die Zellteilungen finden nur am Grunde der Borste statt, wo sich längere Zeit embrynonale Zellen erhalten (Abb. 8, Taf. IV). Schon in einiger Entfernung vom Grunde der Borste verlieren die Zellen die Fähigkeit zu Zellteilungen und strecken sich nur noch bedeutend (Abb. 8, 9, Taf. IV und Abb. 4, 6, Taf. IV). Nur in wenigen Fällen verliert die Borste schon früh ihre embryonalen Zellen und ist nur aus langen, nicht mehr

teilfähigen Zellen zusammengesetzt (Abb. 5, Taf. IV). Die Bedeutung dieser Borsten für das Leben der Alge bleibt noch unaufgeklärt. Oben wurde schon auf Fälle hingewiesen, in denen zwei Borsten auf einer Zelle sich entwickelt hatten.

An den Fäden von Streblonema konnte ich mit Sicherheit nur unilokuläre Sporangien beobachten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß Streblonema longiseta gleich seinen Verwandten im Meere auch plurilokuläre Gametangien besitzt; ich konnte auch Bildungen beobachten, welche einer Anlage von Gametangien entsprach, ihre weitere Entwickung konnte aber nicht festgestellt werden. Ich gehe daher zur Beschreibung der unilokulären Sporangien über. Die ersten Sporangien bemerkte ich im Herbste 1907 auf dem am Standorte gesammelten Materiale. Sie befanden sich an den horizontalen Fäden des Thalloms, wie auf den Abbildungen 9 und 10 zu sehen ist. Abbildung 9 zeigt zwei Sporangien, ein größeres schon entleertes und ein kleineres mit zahlreichen Chromatophoren, in der Bildung von Zoosporen begriffen. Im Frühling, im Februar und besonders im März, entwickeln sich zahlreiche Zoosporangien, hauptsächlich auf den vertikal stehenden Fäden. Wie aus den Abbildungen 15—19 zu ersehen, unterliegt die Lage und Form des Sporangiums gewissen Schwankungen. An den horizontalen Fäden ist es beinahe kugelförmig, an den vertikal wachsenden von birnförmiger oder ellipsoidaler Form. Ihre Größe schwankt um 40 μ für den einen Durchmesser und um 16—30 für den anderen. Das zu Beginn seiner Entwicklung einzellige und mit einer Chromatophorenplatte versehene Zoosporangium vergrößert die Zahl seiner Chromatophoren (Abb. 10, Taf. IV) und seiner Kerne. Abb. 12 u. 13, Taf. IV, 20—20 Taf. V zeigen die allmähliche Zunahme der Zahl der Zellkerne im Zoosporangium und die Differenzierung der Protoplasten der zukünftigen Zoosporen. Im Zoosporangium entwickelt sich eine große Menge Zoosporen, welche als dichter Haufen das Sporangium ausfüllen (Abb. 10, Taf. IV und 15—18, 20). Die Zoosporen des Sporangiums in Abbildung 20 zeigen deutlich rote Augenflecke. Die Sporangien werden durch eine apikale Öffnung entleert, welche sich bei den vertikalen (Abb. 19, Taf. V) und den horizontalen Fäden (Abb. 15, Taf. IV) auf ein und dieselbe Art entwickelt.

Die Zoosporen weisen sehr eigentümliche Züge in ihrer Struktur auf, durch welche sie sich von den Zoosporen anderer Phaeophyceen unterscheiden, soweit man nach den Abbildungen in den verschiedenen Arbeiten urteilen kann. Die Zoosporen von Streblonema (Abb. 24,

Taf. V) haben eine rundliche oder ellipsoide Form. Ihr Körper besteht aus zwei ungleichen Teilen — dem vorderen mit dem Chromatophor, dem Augenflecke und den Geißeln, und dem hinteren, stärker entwickelten, ohne Chomatophor und mit einem schwachen Perlmutterglanz. Die Zoosporen schwimmen an der Oberfläche des Wassers und nehmen im Wassertropfen, welcher ohne Deckglas unterm Mikroskope betrachtet wird, die oberste Schicht des Tröpfchens ein, wie dies für Chromulina bekannt ist. Ihre Bewegungen sind ziemlich langsam und schaukelnde. In den meisten Fällen gelang es mir nur eine Geißel zu finden, welche entweder nach vorn oder zur Seite gerichtet war (Abb. 24). In einigen Fällen bemerkte ich eine zweite kleinere Geißel, welche dieselbe Richtung einhielt. Auch in dieser Beziehung besteht eine Unähnlichkeit zwischen den Zoosporen von Streblonema und den anderen Phaeophyceen, deren Geißeln nach verschiedenen Seiten gerichtet sind. Im hinteren Ende der Zoospore sind nicht selten Öltröpfchen zu sehen. Die Größe der Zoosporen beträgt 8—12 μ. Oft wird das entleerte Sporangium durch einen vegetativen Faden (Abb. 3, Taf. V), eine Borste oder durch ein neues Sporangium eingenommen.

Nach einiger Zeit der Bewegung kommt die Zoospore zur Ruhe, verliert die Geißel, scheidet eine Zellhaut aus und wächst zu einem neuen Algenfaden aus. Die Keimung schlägt nicht immer ein und denselben Weg ein. Abbildung 25—27 der Tafel V zeigen den häufigeren Fall der Keimung, bei welcher die Zoospore sich streckt und durch Zellteilungen zu einem Faden wird. Borsten sind noch nicht vorhanden. Auf der Abbildung 27 sieht man auf der linken Seite eine Zelle von kleinerem Durchmesser, aller Wahrscheinlichkeit nach, die zukünftige Borste. Die Abbildungen 28, 29 und 30 weisen auf eine andere Art der Keimung, die mit energischer Entwicklung der Borsten verbunden ist. Abbildung 28 stellt ein einzelliges Pflänzchen dar, welches schon eine lange Borste gebildet hat; Abbildung 29 ein zweizelliges, jede Zelle ebenfalls mit einer Borste. Ein Pflänzchen aus sechs Zellen, von denen drei mit einer Borste versehen sind, ist in Abbildung 31 zu sehen.

Darauf beschränkt sich nicht die Mannigfaltigkeit, welche bei der Zoosporenkeimung auftritt. Abbildung 30—33 stellt ein von der Zoosporenkeimung etwas abweichendes Bild dar. Die Zoospore verwandelt sich in einen bläschenförmigen Körper mit einem Chromatophor an der einen Seite. Dieser Körper bildet die mannigfachsten Auswüchse nach den verschiedenen Seiten hin (Abb. 32, 33) und endigt oft mit einer

Borste (Abb. 33). Dieser Zellkörper zeichnet sich durch den besonderen matten oder Perlmutterglanz aus, welcher den Zoosporen eigen ist. Ich konnte nur eine problematische Ähnlichkeit zwischen diesem Zustande und dem Beginn eines Palmellazustandes finden, welcher bei so vielen grünen Algen anzutreffen ist. Abbildung 11 auf Tafel IV gibt einen schon ausgewachsenen Algenfaden wieder, welcher auch durch den Charakter seiner Chromatophoren von den auf Abbildung 1, 2, 3, 10 und 11 abgebildeten Zellen absticht. Es ist nicht ausgeschlossen, daß dieser Faden ebenfalls der Beginn eines Palmellazustandes ist, obgleich ich seine weitere Entwicklung nicht beobachtet habe.

Ende März bemerkte ich an den Zellen des Thalloms das Auftreten von Zellen von besonderer Form und Größe. Eine solche ist auf Abbildung 34, Tafel V wiedergegeben. Andere hatten einen ähnlichen Bau, oder aber zie verzweigten sich, dabei einzellige Bildungen bleibend. Wie aus Abbildung 34 zu ersehen, vermehrte sich die Zahl der Chromatophoren, während in diesem Stadium nur ein Kern vorhanden war. Ich kann nicht mit Sicherheit die morphologische Deutung dieses Organes geben, aber ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich dasselbe als junges Gametangium bezeichne. Wenigstens haben die anderen Arten von Streblonema Gametangien von ähnlicher Form; außerdem weist die große Zahl der Chromatophoren auf die Bedeutung dieses Organes hin. Trotz sorgfältiger Beobachtung gelang es mir nie, eine weitere Entwicklung dieses Organes zu sehen. Vielleicht ist die Bildung der Gameten an die Sommerzeiten gebunden, zu welcher Zeit ich keine Beobachtungen an meinem Materiale machen konnte.

Charkow, Botanisches Institut,
im November 1908.

Erklärung der Figuren.

Tafel IV.

Abb. 1. Streblonema, ein dem Thallom von Compsopogon anliegender Faden; Schnallenbildung. Zeiss D/3.

Abb. 2. Vertikale Fäden, mit Borsten, die sich über das Substrat erheben. Z. D/3.

Abb. 3. Fäden in der schleimigen Hülle. Z. E/4.

Abb. 4. Verzweigung der vertikal wachsenden Fäden; Borstenbildung. Z. D/3.

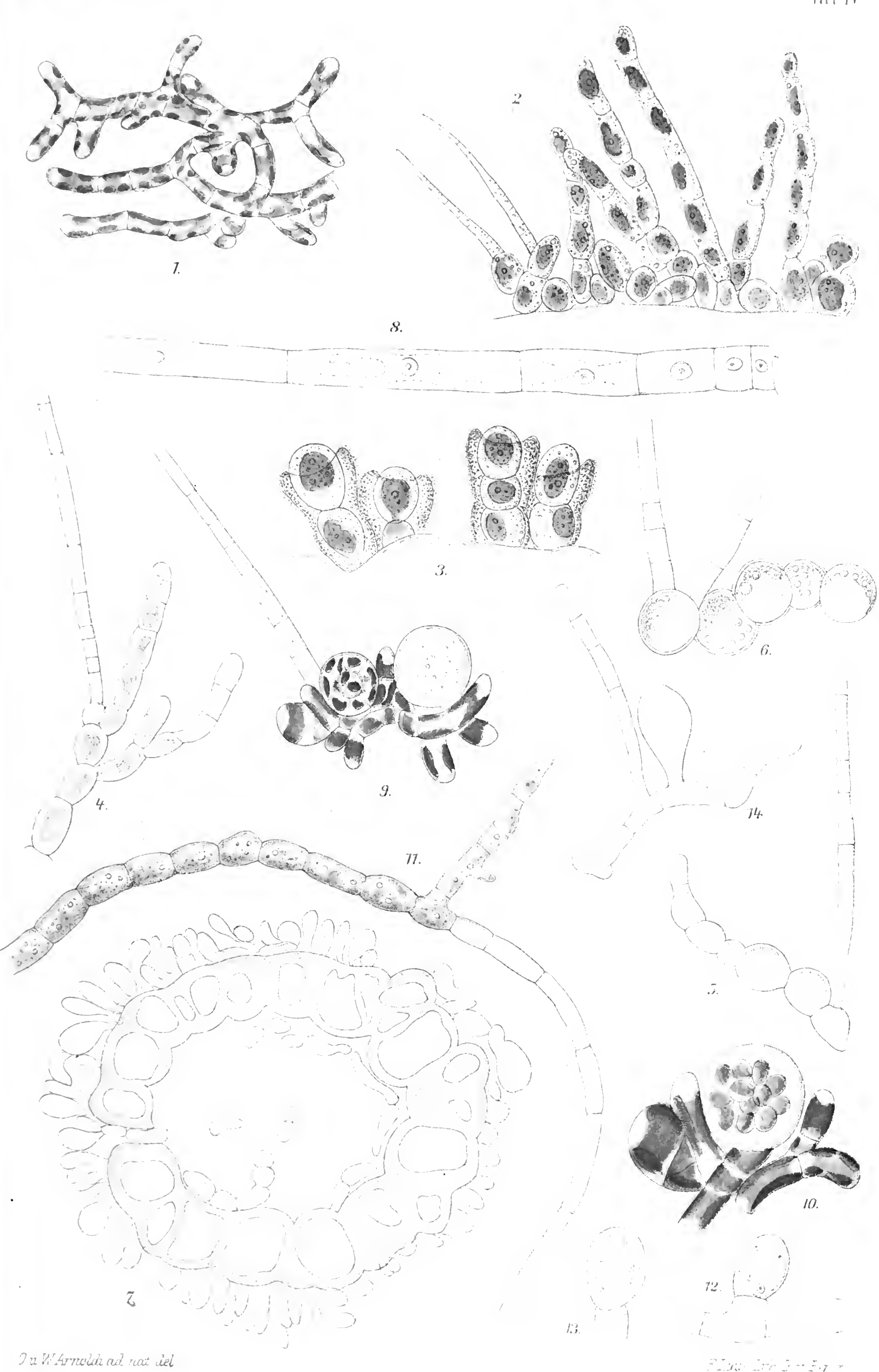
Abb. 5, 6. Fäden mit angeschwollenen Zellen; auf der einen Zelle (Abb. 6) zwei Borsten. Z. E/4.

Abb. 7. Schnitt durch das Thallom von Compsopogon mit Streblonemafäden im Innern seiner Zellen. Z. D/3.

Abb. 8. Die Basis der Borste; ihre meristematischen Zellen. Starke Vergr.
Abb. 9. Fäden mit Sporangien. Darunter ein entleertes. Z. D/3.
Abb. 10. Sporangien mit Zoosporen. Z. E/4.
Abb. 11. Faden von Schleim umgeben, mit blassen Chromatophoren. Z. D/3.
Abb. 12, 13. Junge Zoosporangien mit mehreren Kernen. Z. D/3.
Abb. 14. Faden mit entleertem Zoosporangium und mit Borste. Z. D/3.

Tafel V.

Abb. 15—22. Verschiedene Formen des Zoosporangiums; 18 ein leeres Zoosporangium, 20—23 Zoosporen in der Anlage; die zahlreichen Zellkerne. 23 Durchwachsen eines Sporangiums durch eine Borste. Z. D/3.
Abb. 24. Zoosporen, nach lebendem Material. Vergr. 750.
Abb. 25—30. Keimung der Zoosporen. Vergr. 750.
Abb. 30—33. Besonderer Typus der Keimung unter Bildung stark angeschwollener Zellen. Vergr. 750.
Abb. 34. Junge Gametangien (?). Vergr. 750.



J. u. W. Arnoldi ad nat. del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Autor ad nat. del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Fürstlich Jablonowski'sche Gesellschaft in Leipzig stellt folgende Preisaufgabe für das Jahr 1912:

Über das Zustandekommen des Windens bei den Schlingpflanzen bestehen noch verschiedene Kontroversen.

Es wird deshalb eine Aufklärung der näheren und ferneren Faktoren gewünscht, durch welche das Winden erzielt wird.

Preis 1500 Mark.

Die anonym einzureichenden Bewerbungsschriften sind, wenn nicht die Gesellschaft im besonderen Falle ausdrücklich den Gebrauch einer andern Sprache gestattet, in deutscher, lateinischer oder französischer Sprache zu verfassen, müssen einseitig geschrieben und paginiert, ferner mit einem Motto versehen und von einem versiegelten Umschlage begleitet sein, welcher auf der Außenseite das Motto der Arbeit trägt, inwendig den Namen und Wohnort des Verfassers angibt. Jede Bewerbungsschrift muß auf dem Titelblatte die Angabe einer Adresse enthalten, an welche die Arbeit für den Fall, daß sie nicht preiswürdig befunden wird, zurückzusenden ist. Die Zeit der Einsendung endet mit dem 30. November des angegebenen Jahres, und die Zusendung ist an den derz. Sekretär der Gesellschaft (für das Jahr 1909 Geh. Hofrat Prof. Dr. K. Lamprecht, Leipzig, Schillerstr. 7, I) zu richten. Die Resultate der Prüfung der eingegangenen Schriften werden durch die Leipziger Zeitung im März des folgenden Jahres bekannt gemacht. Die gekrönten Bewerbungsschriften werden Eigentum der Gesellschaft.

Eingegangene Literatur.

1) G. Anders, Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geh. M. 4,40, geb. 4,80.

2) Archiv für Zellforschung. Herausgeg. von Dr. R. Goldschmidt. Bd. I, 1. Heft. Mit 7 Tafeln und 128 Textfiguren und Tabellen. Leipzig, Verlag von W. Engelmann. Preis: M. 16, 2. u. 3 Heft M. 21, 4. Heft M. 12.

3) A. Berger, Mesembrianthemen und Portulacaceen. Mit 67 Abbildungen. Stuttgart 1908, Verlag von Eug. Ulmer. Preis: M. 5, geb. M. 5,80.

4) F. Cohn, Kryptogamenflora von Schlesien. Bd. III, Pilze, bearb. von J. Schroeter. 2. Hälfte, 5. Lieferung (Schluß). Breslau, Verlag von J. A. Kern.

5) P. Dannenberg, Zimmer- und Balkonpflanzen. Mit 1 Titelbild u. 35 Abbildungen. Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geh. M. 1, geb. M. 1,25.

6) Dr. J. Fischer, Die Lebensvorgänge in Pflanzen und Tieren. Versuch einer Lösung der physiologischen Grundfragen. Berlin, Verlag von R. Friedländer & Sohn. Preis: M. 3.

7) R. H. Francé. Die Lichtsinnesorgane der Algen. Studien zum Ausbau der vegetabilen Reizphysiologie. Bd. I, 79 Seiten, 1 Tafel u. 35 Textfiguren. Stuttgart 1908, Kosmos, Gesellschaft der Naturfreunde. Geschäftsstelle: Francksche Verlagsbuchhandlung. Preis: brosch. M. 2.

8) P. Graebener, Die Pflanzenwelt Deutschlands. Lehrbuch der Formationsbiologie. Eine Darstellung der Lebensgeschichte der wildwachsenden Pflanzenvereine und der Kulturflächen mit zoolog. Beiträgen von F. G. Meyer. Mit 129 Abbildungen, Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geh. M. 7, geb. M. 7,80.

9) E. Höck, Lehrbuch der Pflanzenkunde. 1. Teil Unterstufe, 2. Teil Oberstufe. Eßlingen, Verlag von J. Schruber. Preis: M. 1,60 und M. 3,20.

10) W. Lackewitz, Flora von Nord- und Mitteldeutschland. 2. Auflage. Berlin 1908, Verlag von Friedberg & Sohn. Preis: M. 2,80.

11) Matériaux pour la flore cryptogamique Suisse. Vol. III, Fasc. 1. Les Mucorinées de la Suisse par Alf. Lendner. Avec 59 figures et 3 planches. Bern, K. J. Wyss Verlagsbuchh. Preis: M. 6.

12) G. Müller, Mikroskopisches und physiolog. Praktikum der Botanik für Lehrer. 2. Teil, Kryptogamen mit 168 Figuren. Leipzig und Berlin, Verlag von B. G. Teubner. Preis: geb. M. 4.

13) J. Nevole, Das Hochschwabgebiet in Obersteiermark. (Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs.) Abh. der k. k. zoolog. bot. Gesellschaft in Wien, Bd. IV, Heft 4. Jena, Verlag von G. Fischer. Preis: M. 3.
14) R. Pilger, Das System der Blütenpflanzen mit Ausschluß der Gymnospermen. Sammlung Göschen. Preis: M. 0,80.
15) Warwara Polowzow, Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. Mit Berücksichtigung der Einwirkung von Gasen und der geotropischen Reizerscheinungen. Mit 11 Abbildungen und 12 Kurven im Text. Jena, Verlag von G. Fischer. Preis: M. 6.
16) K. C. Schneider, Ursprung und Wesen des Menschen. Mit 16 Fig. im Text. Leipzig und Wien, F. Deuticke. Preis: M. 3,60.
17) Paul F. F. Schulz, Unsere Zierpflanzen. Mit 12 Tafeln und Textfiguren. Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geh. M. 4,40, geb. M. 4,80.
18) A. Schwappach, Forstwissenschaft. Sammlung Göschen. Preis: M. 0,80.
19) Schwendeners Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik gehalten an der Universität Berlin. Bearb. und herausgeg. von C. Holtermann. Leipzig 1909, Verlag von Wilh. Engelmann. Preis: geh. M. 3,60.
20) E. Strasburger, Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. 6. umgearbeitete Auflage mit 128 Holzschnitten. Jena, Verlag von G. Fischer. Preis: M. 6, geb. M. 7.
21) Fr. Thonner, Die Blütenpflanzen Afrikas. Eine Anleitung zum Bestimmen der Gattungen der afrikanischen Siphonogamen. Mit 150 Tafeln und 1 Karte. Berlin 1908, Verlag von R. Friedländer & Sohn. Preis: ungeb. M. 10, geb. M. 12.
22) A. Voigt, Lehrbuch der Pflanzenkunde. 3. Teil, Anfangsgründe der Pflanzengeographie. Hannover und Leipzig 1908, Hahnsche Buchhandlung.
23) O. Warburg und J. E. van Sommeren-Brand, Kulturpflanzen der Weltwirtschaft. Mit 653 schwarzen und 12 farbigen Abbildungen nach Photographien. Leipzig, Verlag von R. Voigtländer.
24) R. v. Wettstein, Handbuch der systemat. Botanik. Bd. II, 2. Teil, 2. Hälfte. Mit 700 Figuren in 104 Abbildungen. Leipzig und Wien, Franz Deuticke. Preis: M. 8.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.









